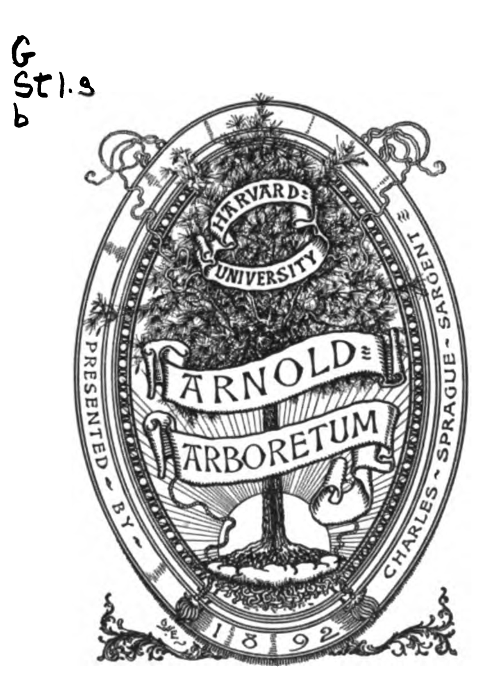
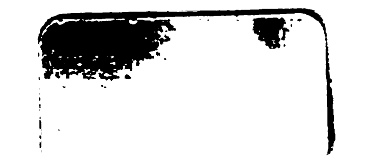


Über bunte Laubblätter; ein Beitrag zur Pflanzenbiologie

Ernst Stahl


HARVARD UNIVERSITY
ARNOLD ARBORETUM
PRESENTED BY CHARLES SPRAGUE SARGENT
1892



ÜBER
BUNTE LAUBBLÄTTER.

EIN BEITRAG ZUR PFLANZENBIOLOGIE II.

VON

E. STAHL.

Extrait des Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg.
Vol. XIII, 2, pag. 137—216.

LEIDE. — E. J. BRILL.
1896.

ÜBER BUNTE LAUBBLÄTTER.
EIN BEITRAG ZUR PFLANZENBIOLOGIE II.

VON

E. STAHL.

EINLEITUNG.

Die grüne Farbe ist bei Laubblättern und anderen, die Funktion der Kohlenstoff-Assimilation verrichtenden, Pflanzenteilen die weitaus vorherrschende. Doch fehlt es schon in der heimischen Pflanzenwelt nicht an Ausnahmen der erwähnten Regel, da die jugendlichen, in Entfaltung begriffenen Sprosse nicht weniger Pflanzen, die Blätter noch zahlreicherer Arten, im Herbst, in oft intensiver Rotfärbung prangen. Weniger häufig sind die Fälle, wo die Blattspreiten auch im ausgebildeten Zustande durch hellgraue oder dunkele Flecken auf grünem Grunde ausgezeichnet sind. In viel höherem Grade ausgeprägt als bei den bescheidenen einheimischen Formen ist die Buntheit des Laubblattes bei zahlreichen tropischen Pflanzen, die durch Intensität des Colorits und Mannigfaltigkeit der Farbentöne mit den farbenprächtigsten Blumen wetteifern.

Die anatomischen und optischen Grundlagen der vom grün abweichenden Färbungen sind wiederholt Untersuchungsgegenstand gewesen, auch hat es nicht an teils gelungenen, teils missglückten Versuchen gefehlt, jene Abweichungen von der Regel zu erklären, den Grund des abweichenden Verhaltens mit

den Verrichtungen der Organe in Zusammenhang zu bringen. Seit mehreren Jahren habe ich mich, mit Unterbrechungen, dem Studium der bunten Assimilationsorgane gewidmet und bin zu den im Folgenden mitzuteilenden Ergebnissen gelangt, von denen ich die einen wohl als sicher feststehend betrachten darf, während andere mehr erschlossen als bewiesen, noch der bisher vergebens erstrebten directen experimentellen Begründung ermangeln. Wenn ich die letzteren dennoch mitteile und auch einzelne Aeusserungen rein hypothetischer Natur nicht unterdrücke, so glaube ich dadurch der Weiterforschung auf diesem noch wenig cultivierten Gebiet der Blattbiologie Vorschub zu leisten.

Das Auftreten von nichtgrünen Farbentönen an Laubblättern, welches meist nur bei einzelnen Pflanzenarten vorkommt und dieselben in der sonst grünen Pflanzendecke um so mehr dem Auge bemerkbar macht, wird, je nach dem Standpunkte und dem Interessenkreis des einzelnen Forschers, *à priori* eine verschiedene Beurteilung erfahren. Der eine wird geneigt sein das optische Verhalten vielleicht blos als bedeutungslose Begleiterscheinung von nach anderen Richtungen hin wichtigen stofflichen Eigenschaften zu betrachten; ein anderer, der seine Beobachtungen mit Vorliebe an den Pflanzen in ihrer natürlichen Umgebung ausführt und hierbei gelernt hat, dass selbst die unscheinbarsten Dinge oft nützlich, nicht selten für das Bestehen des Organismus durchaus notwendig sind, wird dagegen bestrebt sein, die Rolle jeder auch noch so kleinen Eigentümlichkeit in Gestalt, Färbung, Geruch und Geschmack zu prüfen und in seiner etwaigen Verrichtung und Bedeutung zu erkennen. Gewiss gibt es, um bei der Färbung von Pflanzenteilen zu bleiben, Gebilde, deren optisches Verhalten man nur als eine bedeutungslose Begleiterscheinung von nach anderer Seite wichtigen Eigenschaften betrachten darf, so die braune Farbe der im Inneren der Gewebe verborgenen Sclerenchymfasern der Farne, die gelbe Farbe vieler sclerotischen Zellen u. s. w. Auch das gelegentliche Auftreten roter Farbstoffe im Zellsaft der verschiedensten Pflanzenzellen dürfte in manchen

Fällen ganz belanglos sein. Aber ebenso unabweisbar ist die Annahme, dass der Organismus sich Eigenschaften seiner Teile — in unserem Fall des roten Vacuoleninhalts — die anfangs ganz nebensächlich sein mochten, nach gewissen Richtungen nutzbar zu machen gewusst und aus indifferenten Anlagen nützliche, ja schliesslich unentbehrliche Einrichtungen entwickelt habe.

Wenn es darauf ankommt, die Bedeutung roter oder heller Färbungen von Vegetationsorganen zu erkennen, so wird man Aussicht haben, am ehesten zum Ziele zu gelangen durch die Untersuchung der ausgeprägtesten Fälle, die dann sicher nicht ermangeln werden Licht auch auf die weniger characteristischen zu werfen.

Für die vom reinen grün abweichenden Färbungen hat man einerseits physiologische Erklärungen gegeben, indem man sie als im Dienste von Stoffwanderung oder Transpiration stehend betrachtete; andererseits ist die Ansicht geltend gemacht worden, dass sie wirksam seien als Schutzmittel gegen die Angriffe pflanzenfressender Tiere, welche durch die eigentümlichen Färbungen abgeschrekt würden.

Die letztere Frage soll uns hier zuerst beschäftigen.

I. Schreck- oder Warnfarbe.

Da Pflanzen der verschiedensten Verwandtschaftskreise durch auffallende Färbung von Blüten und Früchten Tiere anzulocken und sich dienstbar zu machen wissen, so liegt der Gedanke sehr nahe, dass ausser den Lockfarben auch Schreck- oder Warnfarben, wie sie in der Tierwelt in so mannigfacher Ausbildung bekannt sind, im Pflanzenreich vorkommen mögen.

Von Schreck- und Warnfarben bei Pflanzen ist schon oft die Rede gewesen, doch ist mir kein einziger Fall bekannt, der über allen Zweifel erhaben wäre. Meist liegen nur unbegründete Behauptungen vor und niemand hat sich meines Wissens die Mühe gegeben, dieser Frage experimentell näher zu treten, zu prüfen, ob denn auch wirklich Tiere durch die angeblichen

Schreck- oder Warnfarben vom Genuss der damit versehenen Pflanzenteile abgehalten werden. Diese Frage musste ich mir stellen, als ich vor einigen Jahren auf experimenteller Basis die Schutzmittel der Pflanzen gegen omnivore Tiere, speciell gegen Schnecken, kennen zu lernen suchte.[1])

Alle Versuche, die ich damals mit den am leichtesten zu behandelnden Versuchstieren, mit Schnecken, ausgeführt habe, hatten blos negativen Erfolg. Rote Pflanzenteile wurden entweder ebensogern wie grüne gefressen oder, wenn dies nicht der Fall war, so konnte leicht nachgewiesen werden, dass der Unterschied im Verhalten nicht auf der Färbung, sondern auf anderen Eigenschaften der Versuchsobjecte beruhte. Von den verschiedenen Versuchsreihen, die ich mit diesen Tieren ausgeführt habe, sei hier blos eine mitgeteilt.

Versuche mit Schnecken.

Gleich grosse Stücke der fleischigen Wurzeln von einer weissen und einer roten Varietät von *Beta vulgaris* wurden hungrigen, je in besonderen Glasbehältern eingeschlossenen, Exemplaren folgender omnivoren Schnecken vorgelegt: *Helix hortensis*, *Arion hortensis*, *Limax agrestis*. Nach Verlauf von drei Tagen war zwischen den roten und den weissen Fragmenten ein grosser Unterschied wahrzunehmen; die roten Wurzelstücke waren, mit Ausnahme des Behälters in dem sich die wenig wählerische und deshalb den Pflanzen só gefährliche *Limax agrestis*[2]) befand, gänzlich verschont geblieben; die Stücke der weissen Varietät waren dagegen ziemlich stark benagt. Aus diesen Versuchen schliessen zu wollen, dass die rote Farbe die Tiere ferngehalten habe, wäre jedoch durchaus verfehlt, denn als die vorher bei Zutritt des Tageslichts angestellten Versuche bei Lichtabschluss wiederholt wurden, so trat dasselbe Resultat — Verschonung der roten Stücke von Seiten der empfind-

1) E. Stahl. Pflanzen und Schnecken. Eine biologische Studie über die Schutzmittel der Pflanzen gegen Schneckenfraass. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft und Medicin Bd. XXII. N. F. XV. 1888.

2) Stahl, l. c. p. 24.

licheren Schnecken — hervor. Der Unterschied im Verhalten der Tiere beruht also nicht auf der verschiedenen Färbung, sondern auf stofflichen Unterschieden, die sich dem Geschmackssinn der Tiere bemerkbar machen und über die Wahl der Nahrung entscheiden.

Ich unterlasse es auf weitere mit Schnecken angestellte Versuche einzugehen. Diese Tiere sind, bei ihrem übrigens schwach ausgebildeten Gesichtssinn, hier um so weniger zu verwerten, als sie, wie mir frühere Erfahrungen gezeigt haben, auch die best geschützten Pflanzen zu benagen beginnen, um sie, nicht zusagenden Falles, allerdings gleich bei Seite liegen zu lassen.

Mit Insecten (Raupen) angestellte Versuche ergaben ebenfalls keine positiven Resultate.

Versuche mit Nagern und Wiederkäuern.

Mit höheren Tieren Versuche anzustellen, war um so mehr angezeigt, als wir eine berücksichtigungswerte Angabe über die angebliche Schreckwirkung rotblätteriger Pflanzen in *Otto Kuntze's* Zusammenstellung der *Schutzmittel der Pflanzen gegen Tiere und Wetterungunst* (Bot. Zeitung 1877, Supplementheft) verzeichnet finden. Dort wird mitgeteilt, dass die Javanen häufig ihre Kaffeeplantagen und Gärten mit einem lebenden Zaun von rotblätterigen Pflanzen umgeben, um die dort häufigen Wildschweine, denen diese Farbe zuwider sein soll, fernzuhalten. Während meines Aufenthalts in Westjava, wo ich Erkundigungen über den Zweck der Anpflanzung rotblätteriger Sträucher zu lebenden Zäunen einzog, wusste man von der angeblichen Schreckwirkung nichts zu sagen. Die häufige Benutzung der rotlaubigen Pflanzen wurde einfach der Vorliebe der Eingeborenen für die rote Farbe, die ja auch in ihrer Kleidung so häufig Verwendung findet, zugeschrieben.

Ich schreite nunmehr zur Mitteilung der Versuche, die ich mit Nagern und Wiederkäuern angestellt habe. In zahlreichen Fällen, dies sei gleich von vornherein bemerkt, trat eine Bevorzugung der rein grünen Blätter anderen gegenüber hervor;

in anderen, wenn die Tiere sehr hungrig waren, konnte meist ein Unterschied nicht wahrgenommen werden.

In eine Kammer, in welcher ein halbwüchsiges, frisch eingefangenes *wildes Kaninchen* sich aufhielt, wurden zwei in Töpfen gezogene *Coleus*-Pflanzen gestellt. Die eine hatte rein grüne, die andere intensiv rotbraune Blätter. Das Tier berührte von den nebeneinander stehenden Pflanzen anfangs blos die Blätter der rein grünen Varietät. Nach einigen Stunden war dieselbe schon stark beschädigt, die rotblätterige zeigte an einem Blatt einige Bissspuren. Am folgenden Tag war von den rein grünen Blättern keine Spur mehr vorhanden, die roten lagen, mehr oder weniger zerbissen, am Boden umher zerstreut.

Demselben Kaninchen wurden ein anderes Mal nebeneinander gleich grosse Zweige der grün- und rotblätterigen Varietäten von *Betula verrucosa* vorgelegt. Das hungrige Tier fraass die grünen Blätter vom Zweige weg und liess die roten dagegen fast unberührt. In ähnlicher Weise wurden grüne Buchenblätter denjenigen der Rotbuche (*Fagus sylvatica var. purpurea*) vorgezogen und in geringerem Grade war dies auch der Fall, wenn dem Tiere die Wahl zwischen grün- und rotblätterigem *Corylus tubulosa* gelassen wurde. Ob bei der Wahl der Nahrung Färbung oder Geschmack der Blätter für das Kaninchen maassgebend waren, habe ich bei diesem scheuen Tier nicht zu entscheiden vermocht. Viel interessanter gestalteten sich denn auch Versuche, die ich im Oktober 1885 mit zahmen, willig aus der Hand fressenden, aber im Freien sich herumtummelnden Schafen ausführen konnte. Die Versuche wurden immer in der Weise ausgeführt, dass den jungen Tieren, es waren deren zwei, die beiden Vergleichsobjecte dicht nebeneinander, zur Auswahl hingehalten wurden.

Ein Bündel roter und ein solches grüner Blätter von *Beta vulgaris* wurden den Tieren präsentiert. Waren beide Bündel gleich leicht erreichbar, so wurde ohne vorherige Beschnüffelung das grüne Bündel vorgezogen.

Von in gleicher Weise den Schafen vorgehaltenen grossen Bohnenfrüchten (*Phaseolus vulgaris*), von denen die einen rein

grün, die anderen violettrot waren, wurden bei wiederholten Versuchen die grünen Bohnen zuerst weggefressen, die anderen allerdings auch nicht verschmäht.

Von den fleischigen Wurzeln der weissen Rübe (*Brassica rapa*) hielt ich oberflächliche Schalen, die aussen rot, innen weiss waren, den Tieren als Lockspeise hin und zwar so, dass jedesmal von einer Schale die rote Aussenseite, von der andern die weisse Innenseite von den Schafen gesehen werden musste. Nicht nur wenn die beiden Stücke gleich leicht erreichbar waren, sondern auch dann, wenn das weisse etwas schwerer zugänglich war, suchten die Tiere sich zuerst seiner zu bemächtigen.

Da in den bisher mitgeteilten Versuchen die Tiere in ihrer Wahl vielleicht eher durch den Geruch als durch das Aussehen der Objecte bestimmt gewesen sein mochten, so wurden, um diesen Zweifel zu beseitigen, auf Blätter oder Blattfragmente mit Carminfarbe dunkelrote Flecken angebracht, ähnlich denjenigen, die auf den fleckigen Blättern wildwachsender Pflanzen vorkommen.

Von gleichgrossen *Mais*blattstücken, deren eins blank, das andere mit einigen bereits trocken gewordenen Carminflecken betupft war, frassen in dreissig Versuchen die Tiere 29 Mal zuerst das grüne, ein einziges Mal zuerst das rotfleckige Stück weg. In ähnlicher Weise bevorzugten die Schafe weisse Rübschnitze (*Brassica rapa*) gegenüber anderen, gleichgrossen, die aber mit Carmin betupft waren.

Aus weiteren Versuchen, die ich nicht im einzelnen mitteilen will und die nicht zahlreich genug sind, um ein endgiltiges Urteil zu gestatten, schien mir hervorzugehen, dass von verschiedenfarbigen Flecken, die ich auf den Blattfragmenten angebracht hatte, die carminroten die wirksamsten waren, wirksamer zum Beispiel als zinnoberrote, berlinerblaue. Die Abneigung der Tiere gegen die roten Flecken ist wohl ein Ausdruck der von vielen Tieren bekannten, wahrscheinlich instinctiven Scheu vor blutroten Gegenständen. Bei den Schafen ist dieselbe jedoch nur schwach entwickelt, denn die bisher beschriebenen Versuche

gelangen immer nur dann, wenn die Tiere nicht sehr hungrig waren. Sobald dies der Fall war, so konnte von der sonst so auffälligen Bevorzugung der nicht roten Speise nichts bemerkt werden; die Tiere suchten sich der ersten besten Stücke zu bemächtigen.

Aehnliche Ergebnisse erzielte ich im Winter 1889—90, während meines Aufenthalts in Buitenzorg, bei Versuchen mit *Ziegen*, allerdings mit einigen, der grösseren Klugheit dieser Tiere entsprechenden, Modificationen. Die Tiere bekamen damals als gewöhnliches Futter beblätterte Zweige von *Artocarpus integrifolia*. Die etwas adstringirend schmeckenden Blätter dieses verbreiteten javanischen Fruchtbaums sind, namentlich auf der Unterseite, sehr rauh und werden im Alter ganz brüchig. Von zwei vorgehaltenen Blättern, von denen ich das eine mit Carmin betupft hatte, wurde fast immer zuerst das unbefleckte, dann das andere gefressen. Wenn aber gleichzeitig ein altes, hartes, fleckenloses Blatt mit einem jungen, zarten, aber rotfleckigen dargeboten wurde, so beschnüffelte das kluge Tier zuerst das grüne, dann das befleckte zartere, um dann gewöhnlich das letztere zuerst, vielleicht auch gar allein zu verzehren. Ganz ähnlich verhielten sich die Ziegen, wenn ihnen die jungen zarten roten Blätter einer *Gnetum*-Art neben alten, harten, aber rein grünen zur Auswahl vorgelegt wurden. Einer wahrscheinlich instinctiven Abneigung folgend, beroch die Ziege erst das grüne, dann das rote, um aber das letztere zuerst zu verzehren. Weiss gescheckte oder sonst bunte Blätter wurden, rein grünen gegenüber, von jenen Tieren immer anfangs vernachlässigt. Dem Geruchssinn blieb es aber vorbehalten, die endgiltige Wahl zu veranlassen.

Aus den mitgeteilten Versuchen, zu denen ich noch zahlreiche andere hinzufügen könnte, geht hervor, dass von einer einigermassen wirksamen Schutzwirkung der roten Flecken nicht die Rede sein kann. Die Tiere ziehen zwar bei der Auswahl ihrer Nahrung die gewohnte grüne Farbe zuerst in Betracht, lassen sich aber auf die Dauer durch andere Färbungen nicht abhalten.

Von manchen Tieren (wie z. B. vom Damhirsch) scheint die Rotfärbung selbst gar nicht beachtet zu werden.

Die Bedeutung der vom grün abweichenden Färbungen der Assimilationsorgane ist daher nach einer ganz anderen Seite, auf ernährungsphysiologischem Gebiet zu suchen. Bevor ich jedoch die hier erörterte Frage verlasse, möchte ich noch einige Beobachtungen mitteilen, die sich auf einen verwandten, wiederholt behandelten Gegenstand, die Schlangenähnlichkeit des Blattstiels mancher tropischen *Araceen*, beziehen.

Schlangenähnliche Araceenblattstiele.

In verschiedenen Gattungen tropischer Araceen der alten und neuen Welt tritt die Schlangenähnlichkeit der Blattstiele und Blütenstandschäfte oft in sehr auffälliger Weise hervor. So beschreibt Henry Collet [1]) ein Arum des Himalaya, welches bei den Eingeborenen unter dem Namen „*Cobra*-Pflanze" bekannt ist, als täuschend ähnlich einer Cobra mit aufgerichtetem Kopfe. Der Referent des Jahresberichts Hermann Müller bemerkt hierzu, dass die *Cobra*-Aehnlichkeit sich als Schutzmittel der Pflanze gegen weidende Tiere habe entwickeln können. Eine derartige Vermutung ist nicht ohne Weiteres abzuweisen. Wenn nämlich schon in unseren Gewächshäusern die geringelten Blattstiele der *Amorphophallus*-Arten einen unheimlichen Eindruck machen, so muss dies noch weit mehr der Fall sein in Ländern, in denen jährlich viele Menschen und Tiere den Giftschlangen zum Opfer fallen. In der Umgebung von Buitenzorg ist *Amorphophallus variabilis* eine in Wald und Gebüsch sehr verbreitete Pflanze. Die Schlangenähnlichkeit des aufrechten, oft meterhohen Blattstiels ist bald stärker, bald schwächer ausgeprägt. Neben Exemplaren, deren Blattstiel weissgrünlich oder weissrötlich mit nur schwach angedeuteter Querringelung ist, gibt es wieder andere, wo die Aehnlichkeit mit einer dort verbreiteten „*ular tannah*" genannten, sehr gefährlichen *Trigonocephalus*-Art geradezu über-

1) Nature, vol. XVI, p. 266 nach Bot. Jahresbericht 1877 p. 754.



raschend wirkt, namentlich wenn das Blatt mit noch unentfalteter Spreite aus dürrem Laube sich emporhebt.

Um zu erproben, ob auch Tiere sich durch die Schlangenähnlichkeit täuschen lassen, wählte ich einen möglichst schlangenähnlichen Blattstiel des erwähnten Amorphophallus und schnitt ihn in zwei gleich grosse Stücke. Die eine Hälfte wurde oberflächlich geschält und beide Hälften, in geringer Entfernung von einander, auf den Boden gelegt. Nachdem die Enden der beiden Stücke unter Blättern verborgen und neben jedem ein paar Brotstückchen gelegt worden waren, liess ich eine Ziege herantreten. Das Tier fraass sofort das Brot von dem geschälten, weissgrünlichen Stielfragment hinweg und liess die neben dem ungeschälten, eine halb verdeckte Schlange vortäuschenden Teil liegenden Brotstücke, obwohl sie ihr nicht entgehen konnten, unberührt. Dieser Versuch wurde mehrere Mal nach einander mit demselben Erfolg wiederholt. Als ich jedoch etwa eine Stunde später die Versuche in ganz derselben Weise nochmals vornahm, fraass das sichtlich hungriger gewordene Tier die Brotstückchen gierig, nicht nur von dem geschälten, sondern auch von dem ungeschälten, schlangenähnlichen Stück weg. Der Hungergrad der Tiere ist, wie dies schon die Versuche mit den Schafen gezeigt haben, ein bei der Wahl der Nahrung wichtiger und bei der Deutung der Versuche in hohem Grade berücksichtigungswerter Faktor. Andererseits darf auch die Gewöhnung an vorher Ungewöhntes, ja Schreckhaftes, nicht ausser Acht gelassen werden. Dies bewährte sich auch in unserem Falle. Denn so schlagend auch die erste Versuchsreihe ausgefallen war, so konnte bei späteren Wiederholungen nichts mehr von einer abschreckenden Wirkung des schlangenähnlichen Blattstiels bemerkt werden.

Die Gelegenheit mit wilden Tieren zu experimentieren bot sich mir, während meines Aufenthaltes auf Java, in dem kleinen zoologischen Garten von Batavia, in dem unter anderen Borneohirsche und die merkwürdige Antilope aus Celebes, die *Anoa* (*Antilope depressicornis*) der Beobachtung leicht zugänglich waren.

Während die Versuche mit den Borneohirschen, die willig aus der Hand fraassen, ebenso negativ wie die in Deutschland mit Damhirschen vorgenommenen Fütterungsversuche ausfielen, ergaben die Experimente mit der *Anoa* ein sehr bemerkenswertes Resultat. Das im übrigen ziemlich scheue Tier fraass — es war kurze Zeit vor der allgemeinen abendlichen Fütterung der Tiere — willig Gras aus der Hand. Sobald jedoch ein gescheckter Blattstiel des *Amorphophallus variabilis* neben das Grasbüschel gehalten wurde, so wendete sich das Tier sofort, mit scheuen Geberden zurückweichend und mit seinen Hörnern drohend, von dem dargebotenen Futter ab. Entfernte ich den schreckenerregenden Gegenstand, so griff die hungrige Antilope gierig nach dem Grase, um sich sofort wieder abzuwenden, wenn Grasbüschel und Blattstiel gleichzeitig und nebeneinander dargeboten wurden. Dieser Versuch, der etwa zwanzig Mal nach einander mit demselben Erfolg wiederholt wurde, zeigt also aufs Entschiedenste, dass eine Schreckwirkung von der Schlangenähnlichkeit ausgeht. Was hierbei sich im Gehirn der Tiere abspielen mag, können wir nicht wissen, ist aber hier auch gleichgiltig, da uns die nackte Thatsache genügt.

Trotz der nicht zweifelhaften Schreckwirkung bin ich nun doch nicht der Ansicht, dass wir auf Grund der mitgeteilten Erfahrungen schon die Berechtigung haben, in der Schlangenähnlichkeit eine *adverse Anpassung* [1]) zu erblicken. Die Bedeutung der Buntscheckigkeit der Blattstiele, deren Schlangenähnlichkeit blos eine zufällige Nebenerscheinung sein mag, muss, wie auch die Buntheit der Blattspreiten, vielmehr nach einer anderen Seite gesucht werden; sie steht, wie dies weiter unten begründet werden soll, im Dienste der Transpiration.

---

1) vgl. Stahl. Regenfall und Blattgestalt. Bd. XI dieser Zeitschrift S. 155.

II. Physiologische Deutung der bunten, nicht rein grünen Vegetationsorgane.

Das äussere Aussehen der Pflanzenteile, um die es sich hier handelt, wie auch die anatomischen Grundlagen ihrer vom Grün abweichenden Färbungen, setze ich im wesentlichen als bekannt voraus, indem ich mich hauptsächlich auf die folgenden Arbeiten berufe, in denen unser Gegenstand eine eingehende Darstellung gefunden hat. Von den anatomischen Details werde ich weiter unten, in den einzelnen Abschnitten, das unbedingt Notwendige anführen.

Die Verbreitung des roten Farbstoffs, — Erythrophyll, Blattrot — der bei den Phanerogamen wenigstens, in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle, die vom Grün abweichende Färbung bedingt, findet eingehende Berücksichtigung in einer Arbeit von Pick: *Ueber die Bedeutung des roten Farbstoffes bei den Phanerogamen und die Beziehung desselben zur Stärkewanderung.* Weitere Angaben über die Verteilung des roten Farbstoffs finden sich in Engelmann's gleich zu citierender Abhandlung. In Bezug auf die hauptsächlich bei tropischen Gewächsen verbreitete Buntheit der Blattspreiten verweise ich besonders auf eine Arbeit von Edouard Morren: *Dissertation sur les feuilles vertes et colorées Gand* 1858. Den anatomischen Bau der nicht reingrünen Blätter hat endlich Hassack [1]) sehr genau untersucht.

Einige physikalische Eigenschaften bunter Vegetationsorgane.

Um zum Verständnis der physiologischen Leistungen der bunten Vegetationsorgane zu gelangen, ist es vor Allem notwendig, ihre physikalischen Eigenschaften im Gegensatz zu denen der rein grünen kennen zu lernen. In erster Linie sollen uns hier die durch Blattrot dunkelgefärbten Gewebe beschäftigen, die in allen Regionen der Pflanze, von den Wurzeln bis zu

1) Carl Hassack: Untersuchungen über den anatomischen Bau bunter Laubblätter, nebst einigen Bemerkungen, betreffend die physiologische Bedeutung der Buntfärbung derselben. Botanisches Centralblatt 1886. Bd. IV.



den Narben anemophiler Blüten, hie und da angetroffen werden. Wenn wir hier die häufig verwendete Bezeichnung *Anthocyan* verlassen und von *Erythrophyll*, *Blattrot* sprechen, so hat dies seinen guten Grund. Dank der sauren Reaction des Zellsafts in lebenskräftigen Zellen von Stengeln und Laubblättern tritt in diesen fast immer die rote Modification des Farbstoffs auf und wenn in einzelnen Fällen, wie in den Hochblättern von *Salvia horminum*, *Melampyrum nemorosum* Blaufärbung beobachtet wird, so hängt es damit zusammen, dass diese Blattgebilde die Rolle von Schauapparaten, zur Verstärkung der Lockwirkung der Blüten übernommen und hiermit den Character von Vegetationsorganen aufgegeben haben. Das Dominieren der roten Modification des Farbstoffes oder der Farbstoffe, denn es handelt sich hier wohl um verschiedene chemische Verbindungen, ist nun aber, wie ENGELMANN[1]) (S. 449) gezeigt hat, keine gleichgiltige, sondern eine höchst wichtige Thatsache, die uns vollauf berechtigt, vom Erythrophyll oder Blattrot der Vegetationsorgane zu reden.

Die optischen Eigenschaften des Erythrophylls sind uns namentlich durch die ausgezeichnete Arbeit W. ENGELMANN'S [1]) bekannt geworden. Viele rotblätterige Pflanzen leben, wie ENGELMANN sich treffend ausdrückt (p. 431), wie hinter einem roten Schirm. „Es giebt zahlreiche Fälle, in denen fast buchstäblich kein einziges Chlorophyllkorn des Blattes, ja sämtliche Blätter der ganzen Pflanze, zu keiner Zeit des Lebens, von keiner Seite her Licht erhält, das nicht zuvor durch roten Zellsaft gegangen wäre." Den durch Lichtabsorption seitens des roten Farbstoffs verursachten Lichtverlust schätzt ENGELMANN bei manchen gleichmässig dunkelroten Blättern auf mehr als ein Drittel, ja mehr als die Hälfte des sonst ins Blattinnere eindringenden Lichtes. Wenn trotz dieser starken Lichteinbusse die rotblätterigen Varietäten von *Fagus sylvatica*, *Berberis vulgaris* u. s. w. ebenso wohl gedeihen als die grünen, was offen-

---

1) Engelmann, Th. W. Die Farben bunter Laubblätter und ihre Bedeutung für die Zerlegung der Kohlensäure im Lichte. Bot. Zeitung 1887.

bar nur dadurch möglich ist, dass sie in ihrem Assimilationsvermögen nicht merklich geschwächt sind, so wird man schon von vornherein erwarten dürfen, dass durch den roten Farbstoff nur solche Strahlen absorbiert werden, die für den Assimilationsprozess die geringste Bedeutung haben. In der That konnte ENGELMANN feststellen, dass im Grossen und Ganzen der Verlauf der Lichtabsorption im Blattrot complementär ist zum Gang der Absorption im Chlorophyll. *Rot, Blau und Violett, die vom Blattgrün am stärksten absorbierten Lichtarten werden durch das Blattrot am Besten durchgelassen.* Das Maximum der Absorption fällt genau oder fast genau mit dem Minimum der Absorption im Chlorophyll zusammen, insofern die *stärkste Schwächung ins Grün fällt.*

ENGELMANN, dem es hauptsächlich darauf angekommen war, die von ihm verfochtene Lehre, wonach die Erzeugung organischer Substanz für jede Wellenlänge der Grösse der Absorption im Chlorophyll ungefähr proportional ist, durch neue indirecte Beweise zu stützen, geht auf die positive Bedeutung des Erythrophylls nicht ein; ihm genügte es zu zeigen, dass trotz des grossen Lichtverlustes die assimilatorische Thätigkeit in den Chlorophyllkörnern nur wenig beeinträchtigt werden kann.

In Bezug auf die positiven Leistungen des Blattrots der Vegetationsorgane sind bisher zwei verschiedene Ansichten geäussert worden. Nach der einen soll dem roten Farbstoff die Bedeutung eines schützenden Schirms gegen den störenden Einfluss der Sonnenstrahlung zukommen, nach der anderen steht das Erythrophyll im Dienste der Wärmeabsorption, die im roten Zellsaft zurückgehaltenen Sonnenstrahlen bewirken eine für die Pflanze vorteilhafte Erwärmung. Ehe wir uns auf die Kritik dieser beiden Ansichten einlassen, ist es notwendig ihre physikalischen Grundlagen der Prüfung zu unterziehen.

Was zunächst die *Lichtschirmtheorie* betrifft, so liegt ein beweiskräftiges Experiment für dieselbe zur Zeit nicht vor, denn als solches kann KNY's [1]) Beobachtung, nach welcher eine al-

---

1) Kny, L. Zur physiologischen Bedeutung des Anthocyans. (Estratto dagli Atti del Congresso botanico internazionale 1892. p. 5).

coholische Chlorophylllösung bei Einwirkung von Licht, das durch eine in doppelwandigem Glasgefäss enthaltene Lösung des roten Farbstoffs gegangen ist, erheblich später missfarbig wird, als wenn sie von weissem Licht durchstrahlt wird, nicht gelten, da es nicht statthaft ist, die an Chlorophylllösungen gemachten Beobachtungen direct auf den in den lebendigen Chlorophyllkörnern enthaltenen Farbstoff zu übertragen. Im übrigen spricht schon der Gang der Lichtabsorption, der, wie ENGELMANN gezeigt hat, ziemlich genau complementär zu dem des Blattgrüns ist, gegen die Schirmtheorie, da ja gerade die vom Chlorophyll absorbierten und in ihm wirksamen Strahlen von dem Erythrophyll durchgelassen werden. Schon diese Ueberlegung legt die Vermutung nahe, dass dem roten Farbstoff die Aufgabe zukommt, Strahlen der Pflanze dienstbar zu machen, die im Chlorophyllfarbstoff unwirksam sind, ja selbst, wie schon KERNER in seinem „Pflanzenleben" bemerkt hat, noch solche Sonnenstrahlung auszunutzen, die durch Absorption im Chlorophyll gewisser Strahlengattungen verlustig geworden ist.

Die schon von vornherein zu erwartende Eigenschaft des Erythrophylls, sich bei Zustrahlung stark zu erwärmen, hat KNY (l. c.) experimentell festzustellen versucht durch Beobachtung der Erwärmung gleich grosser Wassermengen, in denen in gleicher Zahl Blätter grüner und tief roter Varietäten derselben Pflanzen untergebracht waren. Kurze Zeit nach eingetretener Besonnung konnte eine gesteigerte Wärmezunahme in den Gefässen mit den roten Blättern festgestellt werden.

Ich habe ähnliche Versuche mit verschiedenen Modificationen wiederholt, auch den aus rotblätterigen Begonien direct ausgepressten roten Saft, ohne weitere Verdünnung, verwendet und immer die beträchtliche Wärme-Absorption für dunkele wie für leuchtende Strahlen beobachten können. Zahlen anzugeben halte ich für überflüssig, da sie uns ja doch keine Vorstellung geben von der gewiss oft weit beträchtlicheren Erwärmung, welche die rotsaftigen Zellen und Zellcomplexe den farblosen gegenüber annehmen. Dasselbe gilt von Versuchen, bei welchen, durch Anlegen der Thermometerkugel an vorher besonnte rote und

grüne Blattteile, leicht ein Wärmeüberschuss für die roten Partieen festgestellt werden kann.

Ich würde auf die vermittelst Thermometer gemachten Beobachtungen nicht weiter eingehen, wenn nicht eine vor kurzem von Keeble aufgestellte Behauptung [1]) vorläge, nach welcher junge rote Blättchen von *Amherstia nobilis* sich unter dem Einfluss der Sonnenstrahlung schwächer erwärmen sollen als ältere grüne. Sehen wir zu, worauf diese Ansicht gegründet ist.

Rote und grüne Blättchen wurden, nebeneinander auf Rasen liegend, dem intensiven Sonnenlicht Ceylons ausgesetzt und die Thermometerkugel der Ober- und dann der Unterseite der Spreiten angeschmiegt. In Berührung mit der Blattoberseite nahm das Thermometer im Durchschnitt eine um ein Grad höhere Temperatur an, wenn es dem roten Foliolum angelegt wurde. Lag dagegen die Thermometerkugel der Unterseite der Blättchen an, so war ein Wärmeüberschuss von im Mittel wieder einem Grad zu Gunsten der grünen Blättchen zu beobachten. Keeble zieht hieraus den Schluss, dass die Oberfläche des roten Blattes mehr Wärme reflectiert als die des grünen und dass die rein grüne Lamina mehr Wärme absorbiert als die rote.

Die Richtigkeit der Keeble'schen Beobachtungen, die mit eigenen Untersuchungen übereinstimmen, zugebend, kann ich jedoch seiner Schlussfolgerung keineswegs beipflichten. Auf andere, näher liegende Deutungen einzugehen, bei welchen vor allem auch auf die Wärmeleitung von Seite der Blattspreiten Rücksicht zu nehmen wäre, halte ich für überflüssig, da die Unzulässigkeit der Keeble'schen Interpretation, welche auf Reflexion der Sonnenstrahlen von Seite der Erythrophyll führenden Zellen hinausläuft, sich ohne weiteres aus den im Folgenden geschilderten Thatsachen ergiebt.

Die nunmehr mitzuteilenden Beobachtungen wurden ausgeführt mit besonderer Rücksicht auf die später zu behandelnde Frage der in physiologischer Beziehung wichtigen, ungleich

---

1) F. W. Keeble, The Hanging Foliage of certain Tropical Trees. Annals of Botany. Vol. IX March. 1895.

rasch vor sich gehenden Erwärmung respective Abkühlung, welche verschiedenen Teilen eines und desselben Blattes bei Zustrahlung und Ausstrahlung eigen sind. Verwendung fanden hierbei einerseits thermoelectrische Beobachtungen, bei deren Ausführung ich mich der liebenswürdigen Unterstützung meines Collegen A. WINKELMANN erfreute, andererseits wurde das verschieden rasch eintretende Schmelzen und Erstarren leicht schmelzender, den Blättern aufgetragener Substanzen benutzt.

Thermoelectrische Versuche.

Verwendung fand ein aus Neusilber und Kupfer bestehendes Thermoelement, dessen zwei Lötstellen zu einem flachen Spatelchen zugespitzt waren. Die Spatelchen konnten leicht in bestimmter Richtung in die Substanz etwas succulenter Blätter eingebohrt werden. Die Messung des Thermostromes fand statt vermittelst eines Spiegelgalvanometers, an dem die Ablesung mit Fernrohr und Scala vorgenommen wurde. Unterbrechung und Schliessung des durch ungleiche Erwärmung hervorgerufenen Stromes wurde vermittelst einer in die Leitungsdrähte eingeschalteten Wippe erzielt. Durch Versuche mit in Alcohol von verschiedener Temperatur eingetauchten Thermometern wurde festgestellt, wie viel Bruchteilen eines Temperaturgrades eine Verschiebung der Scala um einen Teilstrich entsprach.

Succulenten-Blätter bieten den Vorzug, dass die Lötstellen tief in die Blätter eingebohrt werden können, ohne mit ihrer Spitze über die der Wärmequelle zugekehrte Blattoberseite hervorzuragen.

Wo keine besondere Bemerkungen gemacht sind, diente als Wärmequelle eine Gasflamme in Schmetterlingsform, die in Entfernung von etwa 30 cm. von dem senkrecht zur Oberseite beschienenen Blatt angebracht war.

Die Versuchsobjecte befanden sich hinter einer grossen durchlöcherten, die directe Bestrahlung des Apparats verhindernden Torfplatte befestigt. Nachdem die Galvanometernadel zur Ruhe gekommen war, wurde ein vor der Öffnung der Torfplatte vor-

her angebrachter Schirm entfernt, so dass die Blätter der Gasflamme ausgesetzt waren. Die nunmehr eintretende Verschiebung der Scala wurde notiert, der Schirm wieder eingeschoben, der Ruhepunkt der zurückgehenden Nadel gemerkt. Die meisten Versuche wurden mit denselben Objecten mehrmals wiederholt.

Als übereinstimmendes Resultat stellte sich heraus, dass die roten Stellen sich rascher und stärker erwärmen als die grünen.

Zuerst wurden zu einem Versuch zwei möglichst gleichgrosse Blätter einer und derselben Pflanze, einer epiphytischen Orchidee, *Sarcanthus rostratus*, verwendet. Die dicken Blätter dieser im Warmhaus cultivierten Pflanze waren zum grössten Teil lebhaft rot gefärbt; nur einige wenige zeigten fast rein grüne Farbe. Von den beiderlei Blättern, welche möglichst gleichmässig der Gasflamme ausgesetzt waren, erwärmte sich das rote stärker als das grüne und zwar betrug die Differenz bis zu 1,5 Grad.

In einer andern Versuchsreihe wurden die beiden Blätter in der Mitte senkrecht zur Längsaxe halbiert und die Lötstellen tief in die Blattsubstanz in der Nähe der Unterseite eingebohrt. Im Uebrigen waren die Versuchsbedingungen wie oben. Der Unterschied in der Temperatur betrug in diesem Versuch 1,82 Grad zu Gunsten des roten Blattes.

Ein ebenfalls beträchtlicher Unterschied in der Erwärmung zwischen roten und rein grün gefärbten Teilen eines und desselben Blattes wurde für *Sempervivum tectorum* festgestellt. Die Temperaturdifferenz zu Gunsten des roten oberen Teils des Blattes betrug bei Anwendung einer kräftigen, dreissig Centimeter entfernten Gasflamme bis 1,67. In Zwischenräumen von je einer Minute wiederholte Ablesungen ergaben für die ersten drei Minuten eine ungefähr gleichmässige Zunahme der Differenz. Nach etwa sechs Minuten war ein Maximum erreicht, welches auch ferner, nach zehn weiteren Minuten annähernd beibehalten war. Eine in diesem, wie in anderen ähnlichen Fällen, eingetretene geringe Abnahme der Differenz ist wahrscheinlich auf den partiellen Ausgleich zwischen wärmeren und kühleren Stellen durch directe Leitung der Wärme innerhalb der Blattsubstanz zurückzuführen.

Gegen die bisher mitgeteilten Versuche mit *Sarcanthus* und *Sempervivum* lassen sich einige Einwände vorbringen. Bei *Sarcanthus* dienten zwei verschiedene Blätter, welche nicht blos in ihrer Färbung, sondern auch in ihrer Dicke und Breite, wenn auch nur um ein geringes von einander abwichen. Bei *Sempervivum* waren allerdings die beiden Lötstellen in Teile eines und desselben Blattes eingeführt worden; doch ist, wie bekannt, das rot gefärbte Ende der Blätter schmaler und dünner als der mittlere rein grüne Teil. Die hieraus resultierenden Ungleichheiten der Versuchsbedingungen lassen sich vermeiden bei Verwendung der Blätter von *Aeschynanthus marmoratus*. Die succulenten, oberseits mit Wassergewebe versehenen Blätter dieser epiphytischen *Cyrtandree* lassen bei auffallendem, wie bei durchfallendem Lichte, besonders bei Betrachtung der Unterseite, unregelmässige dunkelrote Felder auf dem hellrötlichen Grunde erkennen. Die beiden Lötstellen des Thermoelements können hier in gleich dicke Blattteile eingebohrt werden, die blos durch ihre Färbung von einander verschieden sind.

Führen wir zunächst die beiden Lötstellen in zwei von einander entfernte aber gleichfarbige Stellen ein, so beobachten wir allerdings auch Unterschiede in der Erwärmung, die aber höchstens einige Hundertstel eines Grades betragen, während die Temperaturdifferenz zwischen dunkelen und hellen, aber dicht benachbarten Stellen in einem Versuch 0,76 betrug, in einem andern sogar bis auf 1,04 stieg.

Die Structur der dunkelroten und hellen Bezirke ist bis auf die verschiedene Färbung dieselbe. Das Blattrot findet sich auch an den hellen Stellen, allerdings blos in geringerer Quantität in der unteren Epidermis; in den dunkeln Bezirken ist es hier in reicher Menge vorhanden und findet sich ausserdem in den Zellen der angrenzenden Parenchymschicht. Bedenkt man dass die in die Blattunterseite eingebohrten Spatelchen der Thermosäule nur zum geringsten Teil ihrer Oberfläche mit den Blattrot führenden Geweben in Berührung standen und trotzdem der angezeigte Temperaturunterschied über ein Grad betrug, so ist wohl mit Bestimmtheit anzunehmen, dass die Tempera-

turdifferenz zwischen roten Zellen und solchen mit farblosem Zellsaft eine weit beträchtlichere gewesen sein wird.

Weniger günstig als die bisher behandelten, dicken, succulenten sind dünnere Blätter, weil es schwer hält, die beiden Lötstellen in die Substanz der Spreite einzubohren, ohne dieselbe zu durchstechen. Doch konnte ich auch bei einigen dünneren rotfleckigen Blättern den oben erwähnten gleichsinnige Temperaturunterschiede wahrnehmen. Dieselben betrugen für *Begonia heracleifolia var. nigricans* 1,35, für *Pelargonium peltatum* 0,22, für *Tulipa Greigi* 0,14 Grad.

In den bisherigen Versuchen, bei denen eine in geringer Entfernung befindliche Gasflamme zur Verwendung kam, empfingen die Objecte sowohl dunkele als leuchtende Strahlen. Um festzustellen, ob auch bei Anwendung einer dunkelen Wärmequelle ein gleichsinniger Unterschied zu Gunsten der roten Blattbezirke hervortritt, wurden die oben beschriebenen Versuche mit *Sarcanthus* dahin abgeändert, dass statt der Gasflamme ein mit siedendem Wasser gefüllter Leslie'scher Würfel, dessen geschwärzte Seite den Versuchsblättern bis auf fünf Centimeter genähert wurde, zur Verwendung kam. In einem neben dieselben angebrachten Thermometer stieg die Temperatur von 16 (Zimmertemperatur) auf 20,6 Grad. Trotz dieser schwachen Wärmequelle trat eine langsame, aber starke Verschiebung der Galvanometerscala ein. Der Temperatur-Ueberschuss des roten Blattes gegenüber dem grünen stieg bis auf 0,9 Grad. Bei *Sempervivum* war er geringer (0,44), grösser bei *Aeschynanthus*, wo er die Höhe von 1,9 erreichte.

Bei den rotgefleckten Blättern ist also, dies ist das übereinstimmende Ergebnis aller Versuche, *bei Zustrahlung die Temperatur der roten Bezirke höher als die der grünen.*

Wie verhalten sich nun unter ähnlichen Verhältnissen bei grau- oder silberfleckigen Blättern die helleren Stellen den dunkelgrünen gegenüber?

Für *Anthurium crystallinum*, dessen stärkere Blattnerven beiderseits von einem weissen Saum umgeben sind, der sich scharf von der sonst dunkelgrünen Fläche abhebt, ergab sich, unter

denselben Versuchsbedingungen wie oben, nach kurze Zeit dauernder Zustrahlung von Seite einer Gasflamme, ein Wärmeunterschied von 0,34 zu Gunsten der grünen Partieen. Allmälig nahm aber die Differenz wieder ab um schliesslich fast vollständig zu verschwinden. Da die hellere Färbung hier, wie in vielen anderen ähnlichen Fällen, auf einer zwischen Oberhaut und Parenchym eingeschalteten, als *Isolator* wirkenden Luftschicht beruht, so ist die langsamer eintretende Erwärmung ohne weiteres begreiflich. Bei *Cypripedium Lawrenceanum*, dessen dickes lederartiges Blatt in dunkelgrüne und weisslichgrüne Felder differenziert ist, betrug der Wärmeunterschied im Maximum 1,21 Grad; bei einer des roten Farbstoffs entbehrenden Varietät von *Cyclamen persicum* erreichte er blos 0,34. Auch bei diesen beiden Pflanzen ging nach raschem Ansteigen die Differenz wieder langsam, bald mehr, bald weniger, zurück.

Schmelzversuche mit Cacaobutter.

Die ungleiche Wärmeabsorption der verschiedenen Blattbezirke bunter Blätter lässt sich ohne compliciertere Versuchsanstellung in sehr einfacher Weise demonstrieren vermittelst leicht schmelzbarer Substanzen, wie Cacaobutter, der man zur Erhöhung des Schmelzpunktes etwas Bienenwachs zugefügt hat. Das Gemenge wird in flüssigem Zustande in möglichst gleich dicker Schicht der Blattunterseite vermittelst einem Pinsel aufgestrichen. Ist der Ueberzug erstarrt, so genügt es das Blatt kurze Zeit normal zur Oberseite von der Sonne bescheinen zu lassen oder es in die Nähe eines Leslie'schen Cubus mit heissem Wasser zu halten, um an dem verschieden raschen Erweichen gewisser Bezirke, den anderen gegenüber, die ungleiche Erwärmung derselben zu erkennen.

Verwenden wir zu unseren Versuchen die *Bromeliacee Vriesea hieroglyphica*, bei der auf dem grünen Blattgrunde dünne zickzackartig verlaufende dunkele Streifen vorkommen, die ihre Entstehung dem Blattrot in ein oder zwei an die Epidermis der Unterseite grenzenden Zelllagen verdanken, so erweicht am besonnten Blatt der unterseits angebrachte Wachsüberzug

viel rascher und anhaltend stärker an den dunkelen als an den hellen Stellen. Der Unterschied verrät sich schon durch das veränderte Aussehen der noch harten gegenüber den erweichenden Stellen, lässt sich aber schon leicht nachweisen, noch bevor er deutlich erkennbar wird, wenn man ein Haar oder einen anderen sehr biegsamen feinen Gegenstand über die Wachsschicht gleiten lässt. Während das Haar über die noch festeren Stellen, kaum eine Spur zurücklassend, dahin gleitet, dringt es in die erweichten Partieen ein und hinterlässt sichtbare Spuren. Ganz dieselben Beobachtungen wurden, mit dem gleichen Erfolg, an den Blättern von *Begonia heracleifolia var. nigricans* und *Aeschynanthus marmoratus* wiederholt.

Die langsamere Erwärmung der weissen Bezirke gegenüber den grünen kann auf demselben Wege leicht deutlich gemacht werden. Sehr geeignete Objecte sind hierfür manche silberfleckige Begonien. Der Ueberzug von Cacaobutter und Wachs erweicht hier viel rascher an den grünen und roten Stellen als an den weissen. Bei der mit kleinen silberweissen Flecken bedeckten *Begonia argyrostigma* hoben sich bei Besonnung oder Annäherung der Blattoberseite an eine dunkele Wärmequelle, bevor die Schmelzung der ganzen Cacaobutterschicht eingetreten war, ebensoviele feste Inseln von der flüssigen Umgebung ab, als auf der Oberseite Silberflecke vorhanden waren. Ebenso leicht als bei den silberfleckigen Begonien ist die Erscheinung bei *Pteris cretica var. albolineata* zu beobachten. An der besonnten, unterseits mit Cacaobutter bestrichenen Blattfieder erweicht das Fett viel rascher an dem dunkelgrünen Randsaume als in der weisslichgrünen Mitte.

Hier lässt sich zugleich auch eine andere, von vornherein zu erwartende, für uns aber später bedeutsame Thatsache feststellen, dass nämlich *die hellen Blattstellen sich langsamer abkühlen als die dunkelgrünen* und, wenn wir gleich andere bunte Blätter herbeiziehen, als die *roten.*

Hat die Sonne nämlich längere Zeit auf die Blattfieder eingewirkt, sodass die Temperatur derselben in ihrer ganzen Breite um ein beträchtliches den Schmelzpunkt der Cacaobutter über-

trifft und wird nunmehr das Blatt unter Bedingungen versetzt, die ein langsames Abkühlen durch Ausstrahlung zulassen — etwa in die Nähe eines nach Norden schauenden Fensters — so erstarrt die anfangs gleichmässig flüssige Butter zuerst unter dem dunkeler grünen Rande, erst später unter der weisslich grünen Mitte.

Uebereinstimmende Resultate ergaben Versuche mit *Anthurium crystallinum* und verschiedenen *Begonien* mit reingrünen, roten und silberweissen Blattbezirken. Auch bei diesen Pflanzen zeigte sich, dass diejenigen Stellen der Blattspreite, die sich bei Zustrahlung am raschesten erwärmen, sich auch am frühesten wieder abkühlen; während diejenigen Bezirke, die sich bei Zustrahlung langsamer erwärmen, die empfangene Wärme bei Ausstrahlung auch wieder langsamer abgeben. Hieraus ergeben sich ganz eigentümliche Temperierungsverhältnisse der bunten Laubblätter, die uns später den Schlüssel zum physiologischen Verständnis dieser auffallenden Blattgebilde geben werden.

Das Blattrot als Lichtschirm oder als Wärme absorbierendes Medium?

Ehe wir die im vorigen Abschnitt gewonnenen Erfahrungen zur Erklärung der Buntheit der Laubblätter anwenden, müssen wir uns der namentlich von Pick und v. Kerner vertretenen „*Lichtschirmtheorie*" zuwenden.

In seiner Arbeit „über die Bedeutung des roten Farbstoffs bei den Phanerogamen und die Beziehungen desselben zur Stärkewanderung" [1]) stellt Pick den Satz auf, *dass der rote Farbstoff für die Pflanze ein Mittel sei, die Stärkeauswanderung in erhöhtem Maasse zu fördern, ohne die assimilatorische Thätigkeit der Chlorophyllkörper bedeutend zu stören.*

Dieser Satz erscheint schon von vornherein sehr plausibel, da er mit der oben besprochenen Lichtabsorption im Erythrophyll, welcher übrigens auch Pick seine Aufmerksamkeit ge-

1) Botanisches Centralblatt 1883. B. XVI.

widmet hat, recht wohl vereinbar ist und das in der That häufige Vorkommen des roten Farbstoffs in Pflanzenteilen, in denen rege Stoffwanderung vor sich geht (junge Triebe der meisten Bäume und zahlreicher Kräuter, herbstlich gerötete Blätter, Blatt- und Fruchtstiele u. s. w.) diese Annahme als in hohem Grade prüfungswert erscheinen lässt. Die Beweisführung Pick's ist jedoch, wie Wortmann [1]) in seiner Kritik gezeigt hat, durchaus ungenügend und der gute Kern in seiner Ansicht durch die eigentümliche Auffassung der Wirkungsweise des roten Farbstoffs beeinträchtigt.

Nach Pick soll nämlich das rote Licht als solches den Prozess der Stärkeauflösung und Stärkeauswanderung fördern und zwar etwa in der Weise, dass durch es die Fermentwirkung auf die Stärkekörner gesteigert werde.

Ehe wir auf eine viel näher liegende, einfachere Deutung eingehen, müssen wir noch der hochinteressanten Versuche gedenken, die v. Kerner [2]) in seinem in der Seehöhe von 2195 m. angelegten, alpinen Versuchsgarten am Blaser in Tirol angestellt hat.

Von verschiedenen Pflanzen der Thäler und Ebenen, die in dieser beträchtlichen Höhe ausgesäet worden waren, gediehen nur diejenigen, welche unter dem Einfluss des intensiven Lichtes eine rote Färbung der Vegetationsorgane annahmen. Einerseits kräftige üppige Entwickelung der geröteten Pflanzen von *Satureja hortensis*, andererseits kümmerliches Aussehen der in der Entwickelung zurückgebliebenen blassgrünen Individuen von *Linum usitatissimum*. Während *Satureja* zur Blüte gelangte und auch keimfähige Samen heranreifte, war *Linum* noch vor der Entwickelung von Blüten abgestorben.

Den Grund des so auffallend verschiedenen Gedeihens sieht v. Kerner darin, dass der Lein sich nicht gegen das intensive Hochalpenlicht zu schützen vermag wie *Satureja*, die in dem

---

1) Botanische Zeitung 1884. p. 237.

2) Mitgeteilt in *Haberlandt*. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1884, siehe auch Kerner: Pflanzenleben Bd. I. p. 364.

roten Farbstoff der Oberhautzellen einen wirksamen, die Zerstörung des Chlorophyll-Farbstoffs verhindernden Lichtschirm besitzen soll.

Die *Kerner*'sche Auffassung dieses auffallenden Thatbestandes stimmt allerdings mit der von der Mehrzahl der Pflanzenphysiologen geteilten Ansicht über die leichte Zerstörbarkeit des Blattgrüns durch die chemische Wirksamkeit des Lichtes überein; doch scheint sie mir keineswegs die einzig mögliche, nach dem was wir über die Absorptionsverhältnisse von Blattgrün und Blattrot wissen, ja nicht einmal wahrscheinlich zu sein. Es wird die Aufgabe einer weiteren, in höheren Gebirgslagen anzustellenden Versuchsreihe sein zu prüfen, ob nicht eine andere Auffassung, die mir viel näher zu liegen scheint, der Wirklichkeit entspricht.

Man teile die Versuchspflanzen in zwei Lose, von denen das eine Tag und Nacht dem freien Himmel ausgesetzt, das andere aber über Nacht durch geeignete Deckvorrichtungen vor der in jenen Höhen so beträchtlichen nächtlichen Ausstrahlung geschützt werde. Ist auch jetzt noch, bei den nachtüber bedeckten Pflanzen, der mächtige Unterschied zwischen roten und nicht geröteten Pflanzen vorhanden, so gewinnt die *Kerner*'sche Deutung an Wahrscheinlichkeit. Ist aber der Unterschied verwischt, das heisst, gedeihen die grünen Pflanzen nunmehr ebenso gut als die roten, so ist die *Kerner*'sche Annahme hinfällig. Ueberhaupt dünkt es mir, dass man in neuerer Zeit, namentlich unter dem Eindruck der bekannten *Pringsheim*'schen Untersuchungen, zu viel Gewicht auf die Zerstörbarkeit des Chlorophyllfarbstoffs auf chemischem Wege durch intensives Licht gelegt und hierbei die thermischen Wirkungen der Sonnenstrahlung, die sowohl fördernder als schädigender Art sein können, weniger als gebührend berücksichtigt habe. Manche bisher weniger beachtete Erscheinungen des Pflanzenlebens dürften, bei Berücksichtigung derselben, unserem Verständnis um ein beträchtliches näher gerückt werden.

Was speciell die Deutung der *Kerner*'schen Versuche betrifft, so liegt viel näher als die von ihm herbeigezogene Lichtschirm-

theorie eine andere, allerdings erst durch das Experiment zu prüfende Auffassung, die in der im vorhergehenden Abschnitt behandelten Wärmeabsorption des Erythrophylls eine Stütze findet: die im Alpenklima sich rötenden Pflanzen gedeihen besser als diejenigen, bei welchen die Erythrophyllbildung unterbleibt, nicht weil sie durch das Blattrot gegen die Wirkung der Sonnenstrahlen geschützt sind, sondern, im Gegenteil, weil sie durch es befähigt sind, sich die Strahlung in höherem Grade nutzbar zu machen. Die geröteten Blätter und Stengel nehmen bei der kräftigen Insolation der alpinen Höhen eine höhere Temperatur an als die grünen, ein Umstand, der nicht nur der Stärkeauswanderung, sondern auch anderen Kraft- und Stoffwechselprozessen zu Gute kommt. Nach unserer Auffassung wäre also die Pick'sche Ansicht in folgender Weise zu modificieren und zu erweitern: *in dem wärmeabsorbierenden Blattrot besitzt die Pflanze ein Mittel, die Stoff- und Kraftwechselprocesse zu beschleunigen.*

Sein besonders häufiges Vorkommen in Organen, in denen Stoffwanderungen in reichlichem Maasse sich abspielen, erscheint uns von diesem Gesichtspunkte aus eine ebenso einfache als einleuchtende Erklärung zu finden. Man wird vielleicht hiergegen das Bedenken geltend machen, dass die früher mitgeteilten Temperatur-Differenzen zwischen roten und grünen Geweben nicht erheblich genug seien, um ihnen eine wesentliche Rolle zuschreiben zu dürfen. Es wurde jedoch dort schon darauf hingewiesen, dass wir blos die Temperatur ganzer Gewebecomplexe, in denen nicht nur Luft, sondern auch farblose Zellen enthalten sind, messen können und nicht im Stande sind, die wirkliche Temperatur der einzelnen, mit rotem Zellsaft erfüllten Zellen und roter Gewebecomplexe festzustellen. Ausserdem ist zu bedenken, dass bei jenen Versuchen immer nur schwache Wärmequellen Verwendung fanden. Wir sind jedenfalls berechtigt anzunehmen, dass die bei kräftiger Insolation eintretende Erwärmung der von roten Gewebeschichten umgebenen Leitungsbahnen der Stengel, Blattstiele und Blattnerven um mehrere Grade stärker ausfällt als dort, wo das Erythrophyll fehlt.

Durch v. SACHS'[1]) bekannte Untersuchungen wissen wir, dass die Auswanderung der Assimilate, speziell der Stärke, aus den Blättern sowohl bei Tage als bei Nacht vor sich geht, dass dieselbe aber in kalten Nächten unvollständig ist. Durch Accumulation von Assimilationsproducten wird aber, wie v. SACHS angiebt und SAPOSCHNIKOFF[2]) weiter gezeigt hat, der Prozess der Assimilation verlangsamt. Der Vorteil der beschleunigten Auswanderung ist aber ein doppelter; neben der Entlastung der Assimilationsorgane wird eine raschere Zuleitung von Baustoffen zu den Verbrauchsstellen — junge in Entwickelung begriffene Organe und Reservestoffspeicher — ermöglicht.

Die im Sommer in den Alpen, in den kühleren Abschnitten der Vegetationsperiode, Frühling und Herbst, in der Ebene so besonders häufige Rötung der verschiedensten Pflanzenteile wird uns auf Grund dieser Erwägungen vollkommen verständlich.

Gegen die hier gegebene Deutung der Rotfärbung könnte man einwenden, dass das Blattrot sich besonders an den von intensiverem Licht getroffenen Pflanzenteilen ausbilde, in den beschatteten dagegen, nicht selten bis zum vollständigen Verschwinden, zurücktrete. Bedenkt man jedoch dass die tagüber vom intensivsten Licht getroffenen Teile über Nacht gewöhnlich am stärksten der Ausstrahlung ausgesetzt sind und sich in Folge dessen am stärksten abkühlen müssen, so verliert der Einwand an Kraft.

Die *Kerner*'schen Versuche dürften sich also voraussichtlich so erklären, dass *Linum usitatissimum* und andere sich nicht rötende Pflanzen deshalb im Alpenklima nicht kräftig gedeihen, weil in den kühlen Nächten die Blätter sich nicht ihrer Assimilate zu entledigen vermögen.[3]) Dadurch wird einerseits die

---

1) I. v. Sachs. Ein Beitrag zur Kenntnis der Ernährungsthätigkeit der Blätter. (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg. Bd. III. Heft. I 1884.)

2) Saposchnikoff: Ueber die Grenzen der Anhäufung der Kohlehydrate in den Blättern der Weinrebe und anderer Pflanzen. (Berichte der deutschen bot. Gesellschaft 1891.)

3) Nachträgliche Anmerkung.

Bei Culturversuchen, die ich im August 1895 in *Pontresina* im *Oberengadin*, also in einer Meereshöhe von über 1800 M. angestellt habe, ergab sich in der

Neubildung organischer Substanz beeinträchtigt, die Pflanze wird stärkekrank und andererseits fehlen bei der trägen Stoffwanderung den neu anzulegenden und auszugestaltenden Teilen die erforderlichen Baustoffe. Wieviel an diesen Vermutungen richtig, wie viel unrichtig ist, ob nicht noch ganz andere Momente bei der Erklärung der *Kerner*'schen Beobachtungen herbei gezogen werden müssen, werden diejenigen die in der Lage sind, *Kerners* Versuche in den Alpen zu wiederholen, wohl leicht entscheiden können.

Wie die Entscheidung nun auch ausfallen mag, so ist die Annahme einer Förderung der Stoffwanderungsprozesse und der Stoffwechselprocesse überhaupt durch das Wärme absorbierende Erythrophyll, bei Temperaturen unter dem Optimum, unabweisbar und die vielfach constatierte Beförderung seiner Entstehung durch niedere Temperaturen harmoniert vollkommen mit ihr. Eine lohnende Aufgabe wäre es, von diesem Gesichtspunkte aus ein vergleichendes Studium der herbstlichen Verfärbung der Baumblätter durchzuführen, wobei besonderes Gewicht auf Standort, Klima der Heimat, Zeit des Eintretens der Verfärbung, geringere oder grössere Vollständigkeit der Entleerung u. s. f. zu legen wäre. Herbstliche Rotfärbung und blosse Gelbfärbung kommen zwar unter denselben klimatischen Verhältnissen nebeneinander vor, doch scheint es mir nicht aussichtslos das verschiedene Verhalten teils mit anderen physiologischen Eigenschaften der betreffenden Pflanzen, teils mit den klimatischen Bedingungen, denen sie sich angepasst haben, in Verbindung bringen zu können. Die prachtvolle herbstliche Rotfärbung vieler Alpenpflanzen, die berühmte Rotfärbung der Wälder des östlichen Nordamerika, wo die Zahl der intensiv rot sich färbenden Pflanzenarten weit grösser ist als in Europa, stehen in Einklang mit der hier vertretenen Ansicht über die

---

That, dass nach klaren Nächten, in welchen das Thermometer beinahe den Nullpunkt erreicht hatte, die Blätter von *Linum* morgens noch voller Stärke waren. Bei den unter denselben Verhältnissen gewachsenen *Satureja* Keimlingen waren dagegen die Blätter morgens völlig stärkefrei, auch wenn sie Tags zuvor intensives Sonnenlicht empfangen hatten.

Bedeutung der Rotfärbung. Helle Tage und kalte Nächte sind characteristisch für den Herbst unserer Alpen und in den östlichen Vereinigten Staaten macht der schöne Herbst, der zwar warme Tage, aber kalte Nächte hat, plötzlich dem nicht selten mit Schneestürmen einsetzenden Winter Platz. Die durch die Rötung tagüber geförderte Stoffwanderung dürfte für die amerikanischen Gehölze um so wichtiger sein, als sie ja, wie ihr, im Gegensatz zu den nächstverwandten europäischen Arten, spätes Austreiben im Frühjahr zeigt, auf höhere Temperaturen als diese gestimmt sind.

Es ist nicht meine Absicht die Verbreitung des Erythrophylls, das in den verschiedensten Organen auftreten kann, hier im einzelnen zu verfolgen. Die häufige Gegenwart desselben in extrafloralen Nectarien [1]), deren Leistungen intensive Stoffwanderung voraussetzen, sein Vorkommen im Inneren oder am Fuss saftführender Haare, in der secernierenden Endzelle von Drüsenhaaren, bei denen in Folge von Lage und Bau die Nahrungszufuhr mit Schwierigkeiten verknüpft ist, endlich die so auffällige Rotfärbung vieler Gallenbildungen, sie alle sind, unter Berücksichtigung der hier angedeuteten Gesichtspunkte, einer eingehenden Prüfung zu unterziehen. Nur ein und zwar sehr auffälliges Vorkommen des Blattrots, nämlich sein häufiges Auftreten in verschiedenen Theilen anemophiler Blüten soll uns hier kurz beschäftigen. Es verdient diese Thatsache hier um so eher Berücksichtigung, als man gewöhnlich geneigt ist die Buntheit der Blüten durchweg mit den die Bestäubung vermittelnden Thieren in Zusammenhang zu bringen. Das Auftreten intensiv roter Farben bei Windblütlern musste daher nicht wenig befremdend erscheinen; hat es doch einem namhaften Blütenbiologen, Mac Leod [2])

---

1) Fernere Untersuchungen müssen entscheiden, ob die so häufige Dunkelfärbung extrafloraler Nectarien im Dienste der Stoffwechselbeförderung steht oder wie *Schimper* (Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika, Jena 1888) anzunehmen geneigt ist, die Aufgabe hat, die zuckerabsondernden Stellen den Ameisen auffälliger zu machen.

2) Mac Leod, J. Over de bevruchting der bloemen in het Kempisch gedeelde van Vlanderen p. 251. Bot. Jaarboek V. Gent. 1893.

Veranlassung gegeben zu bezweifeln, dass die Farben der Blumen Anpassungen an den Insectenbesuch darstellen.

Rotfärbung anemophiler Blüten.

Intensive Rotfärbung der Narben findet sich namentlich bei baumartigen Dicotylen und zwar aus sehr verschiedenen Familien: *Populus tremula*, *Salix myrsinites* [1]) *Platanus orientalis*, *Ulmus campestris*, *Ostrya virginica*, *Carpinus betulus*, *Corylus avellana*, *Alnus glutinosa*, *Acer dasycarpum*, *Fraxinus excelsior* u. s. w. Von krautigen Pflanzen erwähne ich *Poterium sanguisorba*, *Rumex scutatus*. Durchgeht man die obige Liste von Holzgewächsen, so erkennt man sofort, dass sie alle durch frühzeitiges Blühen ausgezeichnet sind.

Bei der im ersten Frühling herrschenden niederen Temperatur und bei der oft unsicheren Witterung ist die Rotfärbung der Narben eine besonders bei Anemophilen wichtige, die Befruchtung sichernde Eigenschaft.

Da das Licht, wie bekannt, das Wachstum der Pollenschläuche nicht oder doch nicht wesentlich beeinflusst, so muss die unter dem Einfluss der Sonnenstrahlen erfolgende Erwärmung der Narben Bildung und Verlängerung der Schläuche begünstigen. Dadurch wird die Gefahr verringert, dass der an der sonst ungeschützten Narbe haftende Pollen noch vor Einsenkung des Schlauches in deren Inneres durch Regen oder Tau beschädigt werde.

Die Rotfärbung vieler *Gymnospermen*-Blüten, die sich wie bei den Dicotylen, nicht selten auch auf die männlichen Geschlechtsorgane erstreckt, (z. B. *Picea alba*) hat neben der eben erörterten Aufgabe vielleicht noch die andere, die Entfaltung der Blüten, welche den Laubsprossen vorangehen, zu beschleunigen.

Wie bei den anemophilen Dicotylen sind es besonders frühzeitig stäubende Arten, die ausserdem dem Regen in höherem

---

1) *Salix myrsinites* ist zugleich anemo- und entomophil. Sie besitzt wie andere Weiden Nectarien, der Blütenstaub ist aber trocken und wird auch durch den Wind verweht.

Grade ausgesetzt sind, welche die Rotfärbung zeigen. Bei der spät blühenden *Pinus sylvestris* fehlt sie, desgleichen auch bei den frühstäubenden *Taxus baccata* und *Thujopsis borealis*, deren weibliche Geschlechtsorgane aber derart an den Zweigen angebracht sind, dass sie vor Regen Schutz finden. Die weitere Verfolgung dieser hier nur kurz berührten Verhältnisse wird sicher manche bemerkenswerthe Beziehungen zu Tage fördern.

Wärmeabsorption steigernde Einrichtungen bei Kryptogamen.

Das Mittel, durch besondere die Strahlung absorbierende Medien eine die Stoffwanderung und ganz allgemein die Stoffwechselprozesse befördernde Erwärmung herbeizuführen, ist bei den Kryptogamen mindestens ebenso verbreitet als bei den Phanerogamen. Indem ich das Studium dieser Erscheinungen den Kennern der einzelnen Gruppen und ihrer Vegetationsverhältnisse empfehle, mache ich hier blos auf einzelne Fälle aufmerksam, die vielleicht in der so ausserordentlich reichen Spezialliteratur schon eine der hier vorgetragenen ähnliche Beurteilung erfahren haben. An den Zellsaft geknüpfte Rotfärbung, die bei den Gefässpflanzen so sehr verbreitet ist, tritt z. B. bei den Muscineen seltener auf. Häufiger ist hier der rote Farbstoff an die Zellmembranen gebunden und zwar in Organen, die der Sitz besonders reger Bildungsprocesse sind: Blätter der männlichen Aeste von *Sphagnum*, der männlichen Blüten von *Polytrichum*. Nicht selten erstreckt sich jedoch die Rötung auf die ganze Pflanze, soweit sie von intensivem Lichte getroffen wird — *Sphagnum*-Arten und manche *Jungermanniaceen* — denn die Bildung des roten Farbstoffs der Membranen ist hier ebenso abhängig vom Licht, wie die des im Zellsaft gelösten Blattrot. Weit häufiger noch als Rötung ist jedoch bei den *Muscineen* eine mehr oder weniger intensive Bräunung der Zellhäute, die viele Laub- und Lebermoose, namentlich des Hochgebirges und des hohen Nordens, fast schwarz erscheinen lässt.

Ueber die Wärmeabsorption von Seite dunkeler Moosrasen besitzen wir eine auf die Tundren russisch Lapplands bezügliche

Angabe von Kihlman [1]) „Das Schmelzwasser erwärmte sich an sonnigen Tagen sehr schnell; eine kleine Lache, deren Boden mit schwarzgrünen Lebermoosen (*Jungermannia inflata*) bekleidet war, zeigte am 10. Mai um 1 Uhr N. M. eine Temperatur von † 17° C.; dennoch war das Wasser in der vorhergehenden Nacht mit dickem Eis bedeckt gewesen und das Grundeis von dem Moosteppich nur 1 dm. entfernt."

Die beträchtliche Wärmeabsorption durch die schwarzrasigen *Andreaeaceen*, *Grimmia*, *Bryum* und *Jungermannia*-Arten, die sich schon direct bei Berührung bemerkbar macht, lässt uns begreiflich erscheinen, wie diese Pflänzchen kräftig zu vegetieren und fructificieren vermögen an Stellen, die fast den ganzen Sommer hindurch von Schneewasser überrieselt werden, denn gerade an solchen Orten, am Rande von Gletschern oder in Felsspalten der nivalen Region der Alpen und anderer Hochgebirge, ist Dunkelfärbung der Moosrasen besonders häufig. Aber auch in der Ebene und dem Hügellande fehlt es nicht an dunkelrasigen Moosen, deren Vegetation aber hier hauptsächlich in den kühlen Jahresabschnitten sich abspielt.

Nach einer Mitteilung von B. Jönsson [2]) sollen allerdings dunkelfarbige Moose (*Frullania Tamarisci*) einen schwächeren Assimilations- und Respirationsgaswechsel zeigen als grüne, im Schatten gewachsene Exemplare derselben Species. Ob der Unterschied nicht eher auf die grössere Dicke der Membranen bei den sonnig gewachsenen braunen Pflanzen als auf dem Vorhandensein des Farbstoffs beruht, ist eine Frage, die ich wegen Mangel einschlägiger Untersuchungen nicht zu entscheiden vermag.

Dunkelfärbung des Thallus, ist bei den mit den Moosen so häufig vergesellschafteten Flechten ebenfalls besonders im Hochgebirge verbreitet, für welches gewisse schwarzthallige Gattungen,

---

1) Osw. Kihlman. Pflanzenbiologische Studien aus Russisch Lappland. Acta societatis pro fauna et flora fennica I. VI. n. 3. Helsingfors 1890.

2) Recherches sur la respiration et l'assimilation des Muscinées. Note de M. B. Jönsson. Comptes rendus de l'académie des sciences, 20. Août 1894.

wie *Gyrophora*, *Cornicularia* geradezu characteristisch sind. Ob die dunkele Färbung vieler Flechtenapothecien, die „verkohlten" Hyphen der *Lecideen* und vieler anderer Flechten, vielleicht auch die Dunkelfärbung zahlreicher Pilze hier ebenfalls Erwähnung verdienen, muss künftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Buntheit der Blätter im Dienst der Transpiration.

Mit der in den vorhergehenden Abschnitten vertretenen Ansicht, dass das Erythrophyll als wärmeabsorbierendes Medium fördernd auf die Erscheinungen der Stoffwanderung einwirke, ist die Bedeutung der Buntblätterigkeit keineswegs erschöpft. Sprechender Beweis hierfür ist der Umstand, dass die auffälligsten Blattfärbungen gerade bei den, von gleichmässig warmer Luft umgebenen, Tropenpflanzen auftreten und auch schon bei einheimischen Pflanzen die Verteilung des meist fleckenweise auftretenden Farbstoffs eine derartige ist, dass sie eine andere Erklärung erheischt. Ausserdem ist jene Erklärung schon von vornherein unanwendbar auf alle diejenigen Fälle, wo die Blattspreite helle bis silberweisse Bezirke führt, die wie weiter oben (S. 157 u. 158) gezeigt worden ist, sich bei Zustrahlung langsamer und weniger stark als die roten oder dunkelgrünen Partieen erwärmen.

Wenn es sich nun darum handelt, die physiologischen Leistungen bunter Spreiten zu verstehen, so wird man selbstverständlich nur solche Pflanzen berücksichtigen dürfen, von denen feststeht, dass die Buntheit ein ursprünglicher Charakter der wild wachsenden Art ist. Aus diesem Grunde fallen zahlreiche und zwar die in unseren Gärten verbreitetsten buntblätterigen Gewächse von unserer Betrachtung hinweg; vor allem gilt dies von den panachierten Formen und anderen von mehr oder weniger pathologischem Character (also die Blätter mit *albicatio*, die bunten *Croton*, *Aucuba*, *Evonymus* u. s. w.) Aber auch die rotlaubigen Varietäten unserer Waldbäume, die Blutbuchen, Blutbirken, Bluthaseln u. s. w. lassen wir am besten bei Seite, denn wenn auch durch die Rotfärbung diese Pflanzen in ihrem

Gedeihen nicht beeinträchtigt, ja unter gewissen Umständen gar gefördert werden mögen, so bleiben sie besser unberücksichtigt, denn es wäre ebenso verfehlt zu versuchen die Biologie bunter Laubblätter an der Hand von Culturvarietäten zu fördern, als wenn man die Blütenbiologie hätte aufbauen wollen auf Grund des Studiums gefülltblühender Pflanzen, Hybriden und anderer Gartenblumen, die ihre Erhaltung einzig der Auswahl von Seite des Züchters verdanken. Unsere Betrachtungen werden sich deshalb blos auf solche Pflanzen beziehen, deren Buntblätterigkeit ein ursprünglicher Character der wildwachsenden Pflanze ist und zwar dürfen wir am ehesten auf Erfolg rechnen bei Berücksichtigung der Arten, bei denen die Buntheit am extremsten entwickelt ist. Wie bei allen derartigen Studien setzt uns allein die genaue Kenntnis der heimatlichen Standorte, an welchen die zu erklärende Eigenschaft, hier die Buntblätterigkeit sich ausgebildet und erhalten hat, in Stand, sie in ihrer Bedeutung für den Haushalt der Pflanze zu erkennen.

Vorkommen der buntblätterigen und sammetblätterigen Pflanzen.

In unserer einheimischen Flora ist die Zahl der auffallend buntblätterigen Pflanzen nicht gross. Rotfleckige oder unterseits gleichmässig rote Blattspreiten treten uns, wie bekannt, fast ausschliesslich an nassen oder wenigstens feuchten Standorten entgegen. Auf dem Wasserspiegel selbst schwimmen die unterseits roten Blätter von *Nymphaeen* und *Villarsia*, der gleich gefärbte Thallus von *Lemna polyrhiza*; an sumpfigen Stellen begegnet man den dunkelfleckigen Blättern von *Orchis maculata*, *O. latifolia*, *Polygonum persicaria*, *Ranunculus acris*; in schattigen Wäldern endlich gedeihen *Arum maculatum*, *Phyteuma spicatum*, *Hypochaeris maculata* und verschiedene andere geflecktblätterige Compositen. Auf trockenem Boden sind es hauptsächlich Succulenten, deren Blätter auch im Sommer — denn von der winterlichen Rötung sehen wir hier ab — partiell gerötet sind: *Sempervivum tectorum* und andere Crassulaceen.

An feuchte Standorte gebunden sind, wie KERNER (l. c. p. 262) bemerkt, auch die Pflanzen mit oberseits hellfleckigen Blattspreiten, die wie *Cyclamen europaeum*, *Galeobdolon luteum*, *Lamium maculatum*, *Pulmonaria officinalis*, schattige Wälder lieben oder wie *Ranunculus repens*, verschiedene *Trifolium*-Arten, *Tr. pratense*, *Tr. repens*, wenigstens vor Dürre geschützte Orte bevorzugen. Dass der schattige Standort die Ausbildung der grauen Flecken begünstigt, giebt KERNER für *Hepatica triloba* an, deren Blätter ich auch in der Umgegend Jena's nur in sehr feuchten schattigen Waldschluchten mit hellfleckigen Blattspreiten antraf.

Die einheimischen Buntblätter geben jedoch nur eine schwache Vorstellung von der Farbenpracht des Laubes vieler Tropenpflanzen, von denen nicht wenige den Weg in unsere Glashäuser gefunden haben, in deren wärmsten und feuchtesten Abteilung sie am besten gedeihen und so schon die Vegetations-Bedingungen ihrer heimatlichen Standorte verrathen. Zu der Rotfärbung des Laubes, der sich nicht selten, auch bei einheimischen Formen (*Ranunculus ficaria*, *Cyclamen europaeum*) an derselben Pflanze, die Grau- oder Silberfleckigkeit hinzugesellt, kommt bei Tropenpflanzen noch, bald vereinzelt, bald mit den vorigen Typen combiniert, der Sammetglanz der Blattoberseite hinzu, der, wie bekannt, durch die kegelförmige Gestalt der Aussenseite der Epidermiszellen bedingt ist.

Die allerfeuchtesten schattigen Plätze, wie enge Bergschluchten, Bachufer im Schatten von hohen Bäumen, Felsen im Sprühregen von Wasserfällen u. s. w. werden von den sammetblätterigen und silberstreifigen Formen bevorzugt. Doch fand ich selbst in dem sehr feuchten Westjava im Hügelland und ferner in der mittleren Bergregion — von der höchsten, über den Wolkengürtel emporragenden, trockeneren scheinen sie ausgeschlossen zu sein — die sammetblätterigen Pflanzen, sowie auch die buntblätterigen Arten, immer nur vereinzelt zwischen anderen Gewächsen mit flacher Aussenwand der Epidermiszellen.

Auf dem Korallenkalkhügel bei *Tjiampea* unweit *Buitenzorg* wuchsen die prachtvoll schillernden rotbraunen Rasen der Erdorchidee *Pogonia crispa* zwischen nassem Mulm, bei etwa 300 M.

über dem Meeresspiegel, im dichten Schatten riesiger Feigenbäume. *Argyrorchis javanica* und *Macodes petola*, deren dunkelsammetige Spreiten ein zierliches, den Adern entsprechendes, glänzendes, bei der ersten Art silberweisses, bei der zweiten goldgrünes Netz durchzieht, sassen einzeln oder in kleinen Rasen zwichen feuchten Moospolstern oder in tiefen Schluchten an überrieselten Felswänden der unteren regenreichen Hänge des Vulkans *Salak*, während der prächtig marmorierte *Cissus discolor*, bei dem Rotfärbung der Unterseite, Silberfleckigkeit und Sammetglanz der Oberseite vereinigt sind, sich an den Sträuchern längs der von jenem Berg herunter kommenden Bäche emporrankte.

In Borneo, welches unseren Gewächshäusern schon eine stattliche Zahl schönblätteriger Pflanzen geliefert hat, hat Herr Dr Hans Hallier auf meine Bitte das Vorkommen der bunt- und sammetblätterigen Pflanzen genauer beachtet. Seinen Briefen, aus denen hervorgeht, dass neben den hier besprochenen Blatttypen noch verschiedene andere Anpassungsformen an nassschattige Standorte vorkommen, entnehme ich folgende, auf die Vegetation des 600—700 M. hohen Berges *Lijang Gagang* in *Westborneo* bezügliche, Stelle: Pflanzen mit sammetglänzenden Blättern (*Gesneraceen*, *Acanthaceen*, *Araceen*, eine *Leea*), mit silbern gefleckten oder gestreiften Blättern (*Gesneraceen*, *Acanthaceen*, *Begonien*, eine *Curculigo*, ein *Elatostema*, die oben genannte *Leea*, eine *Piperacee*, ein *Cypripedium* und andere *Erdorchideen*) finden sich, in Gesellschaft von *Trichomanes*arten, *Selaginellen* und Moosen, stets nur an nassen Stellen, an überrieselten Felswänden, im Staubregen von Wasserfällen oder wenigstens im tieferen Schatten des Hochwaldes, also immer an sehr feuchten Localitäten.

Während einer im Spätsommer 1894 unternommenen Reise nach Mexico habe ich in den verschiedenen Regionen auf das Vorkommen von Sammetblättern geachtet. In den höheren Gebirgswäldern bei etwa 3000 Metern fand ich nur eine *Begonia* mit Sammetglanz im Schatten der Eichen und Tannen; auch bei 2000 Metern waren sie noch selten und fast nur durch,

unserer *Goodyera repens* ähnliche kleine Erdorchideen vertreten. Viel häufiger begegnete ich ihnen in dem Walde des etwa 1400 Meter hohen *Monte Pacho* bei Jalapa und namentlich an den feuchten Hängen der tief eingeschnittenen Barrancas zwischen *Mizantla*, *Jalapa* und *Orizaba*. Auch hier waren es Pflanzen aus verschiedenen Familien, *Erdorchideen*, *Araceen*, *Marantaceen*, *Piperaceen*, *Begonien*, *Melastomaceen*, *Papilionaceen*, ein *Polypodium*, die bald nur den Sammetglanz allein, bald denselben mit Rotfärbung und Hellfleckigkeit combiniert aufwiesen.

Einen viel grösseren Reichtum an bunt und sammetblätterigen Pflanzen als in den mit Herrn Dr. Karsten gemeinschaftlich bereisten Gegenden des Staates *Vera-cruz*, fand mein Reisegefährte später, auf einer nach den überaus regenreichen Gebirgen des Staates *Chiapas*, im südlichen Mexico unternommenen Reise. An den feuchtesten und zugleich schattigen Orten des Berges „la Sombra", welcher etwa 1460 M. erreicht, fanden sich sammetblätterige *Rubiaceen*, *Melastomeen*, *Begoniaceen* in grosslaubigen Formen, vergesellschaftet mit ihnen auch buntblätterige ohne Sammetglanz (ein *Anthurium*, eine *Anoectochilus* ähnliche Orchidee, eine *Passiflora*, eine *Smilax*, eine *Peperomia* mit Silberglanz). Characteristisch ist in Höhen über 850 M. die ausserordentlich üppige Entwickelung der *Hymenophyllaceen*. Sammetblätterige Arten, wie das schöne *Cyanophyllum magnificum* finden sich auch schon in niedrigeren Lagen bei „Trinidad" vielleicht bis zu 200 M. herab, was damit zusammenhängt, dass hier die feuchte Region weit hinunter reicht, da hier gegen Osten und Nordosten keine andere Gebirgskette vorgelagert ist, welche den Regenwinden ihr Wasser entziehen könnte.

Zu dem bisher Mitgetheilten über das Vorkommen der buntblätterigen- und sammetblätterigen Pflanzen liessen sich viele weitere, aus Reiseberichten, floristischen und gärtnerischen Werken geschöpfte Angaben hinzufügen [1]). Aus allen geht hervor, dass die Formen mit extremer Ausbildung der genannten Eigenschaften, ihre Heimat an den feuchtesten Standorten der

1) z. B. Les plantes a feuillage colorié. Rothschild, Paris 1874.

feuchtwarmen Erdstriche haben. Schon dieser Umstand deutet darauf hin, nach welcher Seite die physiologische Bedeutung der von der gewöhnlichen Blattstructur und Färbung abweichenden Eigenthümlichkeiten zu suchen sein wird.

Von Bedeutung ist auch die bei einer und derselben Pflanzenart, je nach den Standortsverhältnissen, nicht selten verschieden starke Ausbildung der Buntheit der Spreiten. Dass schattiger Standort die Bildung der grauen Flecken begünstigt, giebt, wie bereits erwähnt worden ist, Kerner für *Hepatica triloba* an. Die hell- und dunkelgesprenkelten Exemplare von *Ficaria ranunculoides* finden sich ebenfalls in schönster Ausbildung an feuchten Stellen zwischen Gebüsch, während die Stöcke mit rein grüner Spreite offenere Stellen bewohnen. Dass wir es bei dieser Pflanze nicht mit fixierten Rasseneigenthümlichkeiten, sondern mit Standortsmodificationen zu thun haben, konnte ich an einer, in der Umgegend von Triest, in feucht schattiger Lage gesammelten *Ficaria*, feststellen. Ich hatte die Pflanze, die mir durch die starke Scheckigkeit des Laubes aufgefallen war, zum Zweck der Cultur mitgenommen. Als jedoch im folgenden Frühjahr die im Kalthaus stehende Pflanze neue Blätter entfaltete, waren die früher so auffallenden Flecken bis auf geringe Reste verschwunden.

Wenn wir es also hier mit directen Standortseinflüssen zu thun haben, so zeigt wiederum das Verhalten anderer Gewächse, dass auch Rasseneigenthümlichkeiten in Betracht kommen. Ganz besonders gilt dies für *Arum maculatum*, dessen Blätter in manchen Florengebieten immer dunkelgefleckt sind, z. B. in *Brandenburg* nach *Ascherson* (Flora der Provinz *Brandenburg*), während sie in anderen Gegenden, z. B. nach Kirchner (Flora von *Stuttgart* und Umgebung) in *Württemberg* nie gefleckt sein sollen. Im botanischen Garten von Jena behalten rein grüne und dunkelgefleckte Varietäten ihre Merkmale bei.

Ein weiterer Umstand, der hervorgehoben zu werden verdient, ist der oft bei einer und derselben Pflanze in den verschiedenen Regionen sich geltend machende Unterschied in der Ausbildung der Flecken. Ist ein solcher vorhanden, so sind es regel-

mässig die in der feuchteren Umgebung sich befindenden unteren Blätter, besonders die Wurzelblätter, welche die Flecken in schönster Ausbildung zeigen, während die obersten, in die trockeneren Luftschichten hineinragenden Blattgebilde der Flecken oft vollständig entbehren. Es gilt dies sowohl für dunkelfleckige als hellfleckige Pflanzen.

So fehlt z. B. bei *Polygonum persicaria* an den oberen Blättern häufig der dunkele Flecken, welcher quer zur Mediane die unteren Spreiten durchzieht. Aehnliches gilt von *Musa Cavendishii* und anderen Tropenpflanzen, von denen ich bloss noch die Gattung *Nepenthes* erwähne, deren Kannen bald tief rot, bald nur mit wenigen roten Flecken versehen sind. In der Nähe des Wasserfalls von *Tjiburrum*, bei *Tjibodas* in Westjava, fiel es mir auf, dass die dem Boden aufliegenden, von Moosen und Farnen umgebenen, Kannen von *N. melamphora* tief rot waren, während bei denselben Exemplaren an den Zweigen, die an Sträuchern über den dumpfen Waldboden emporgeklettert waren, die Kannen nur noch schwache Rotfärbung zeigten. Derselbe Gegensatz tritt, vorauf mich Graf Solms aufmerksam machte, in den Gewächshäusern des botanischen Gartens von *Strassburg* bei verschiedenen *Nepenthes* hervor: intensive Rotfärbung im feuchtschattigen Grunde, geringe oder fast fehlende Färbung an dem helleren und trockeneren Dache des Glashauses.

Von silberfleckigen Pflanzen sei auf *Lamium maculatum* und *Galeobdolon luteum* aufmerksam gemacht, bei denen die hellen Stellen an den Blättern der Blüthenregion fehlen oder doch sehr zurücktreten. Manche *Begonien*, deren Blätter zuerst silberfleckig sind, z. B. *Begonia corallina*, bilden rein grüne Spreiten, wenn sie sich zum Blühen anschicken. Die *Aracee Syngonium Wendlandi*, deren Blattspreiten in der Jugend längs der Adern glänzende Silberstreifen führen, bildet später fleckenlose Blätter.

Ich habe nicht versucht festzustellen, auf welche Factoren diese Wandlungen zurückzuführen sind; uns genügt hier die Feststellung der Thatsache, dass feucht schattiger Standort die Ausbildung bunter Blattspreiten begünstigt, ein Umstand der darauf hindeutet, dass wir in der Buntheit der Blattspreiten

Einrichtungen zur Hebung der Transpiration zu suchen haben. In der folgenden Erörterung sollen gesondert behandelt werden erstens die Bedeutung der Rotfärbung der Blattspreiten, zweitens die der hellen Bezirke der Blattoberseite, drittens die Wirkung der sammetigen Oberflächenbeschaffenheit.

Rote und rotgefleckte Blattspreiten.

Kerner, der bei der Deutung seiner weiter oben besprochenen (S. 160) Culturversuche den roten Farbstoff als Lichtschirm in Anspruch nimmt, trifft, wo es sich um die Bedeutung des Erythrophylls im Blattparenchym handelt, das richtige, indem er auf die dadurch bedingte Förderung der Transpiration hinweist.

Um uns die Rolle des Erythrophylls recht eindringlich klar zu machen, denken wir uns die rotblätterige Pflanze in einen völlig mit Wasserdampf gesättigten Raum versetzt. Diese Annahme ist hier, wie bei den weissfleckigen und sammetblätterigen Arten, nach dem was wir über ihr Vorkommen wissen, durchaus berechtigt.

Man hat sich früher viel darum gestritten, ob in gesättigter Luft Pflanzen noch zu transpirieren vermögen oder nicht. In umfassendster Weise ist diese Frage und zwar bejahend von Wiesner [1]) beantwortet worden in seinen Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes und der strahlenden Wärme auf die Transpiration der Pflanzen. Beim Durchgang der Sonnenstrahlen durch das Chlorophyll wird, nach Wiesner, ein Theil derselben durch Umsatz in Wärme ausgelöscht. Hierdurch erfolgt eine innere Erwärmung der chlorophyllhaltigen Gewebe, in Folge deren die Spannung des Wasserdampfs und die relative Feuchtigkeit in den Intercellularen sich steigert. Hiermit sind die Vorbedingungen gegeben, dass selbst noch in einer mit Wasserdampf gesättigten Atmosphäre Transpiration statthaben kann. Am wirksamsten sind hierbei von dem leuchtenden Teil

---

1) Wiesner, Julius. Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes und der strahlenden Wärme auf die Transpiration der Pflanze. Sitzungsber. der K. K. Akademie der Wiss. zu Wien. Bd. 74. 1876.

des Spectrums, die blauen und violetten Strahlen, am wenigsten die grünen, die ja bekanntlich durch das Chlorophyll am wenigsten absorbiert werden. Damit hängt es auch zusammen, dass Licht, welches bereits durch eine Chlorophylllösung hindurch gegangen ist, nur noch schwach auf die Transpiration zu wirken vermag, da die Strahlengruppe, welche in dem Blattgewebe die Erwärmung der Chlorophyllkörner und mithin der Zellen des Parenchyms bewirken, beim Gang durch die Chlorophylllösung bereits ausgelöscht worden ist.

Halten wir die *Wiesner*'schen Resultate mit *Engelmann*'s, oben (s. 150) besprochenen Angaben zusammen, so wird uns das merkwürdige Verhältniss der Lichtabsorption im Chlorophyll und Erythrophyll erst in seiner vollen Bedeutung verständlich. Dadurch, dass die Strahlenabsorption in Chlorophyll und Erythrophyll zu einander nahezu vollständig complementär sind, ist es gegeben, dass die beiden in demselben Blatt, ja nebeneinander in derselben Zelle, auftretenden Farbstoffe sich gegenseitig in der Ausnutzung der Strahlen kaum beeinträchtigen. Einerseits werden die bei der Kohlensäurezersetzung besonders thätigen Strahlen durch die saure Erythrophylllösung nicht geschwächt und andererseits können die bereits vom Chlorophyll ausgenutzten Strahlen noch der Pflanze zu Gute kommen durch ihre thermische Wirkung, die hier speziell im Dienste der Transpiration steht. Wenn daher besonders zahlreiche Pflanzen des schattigen Urwaldbodens unterseits rote Blätter besitzen und sich dieses Mittels zur Hebung des Transpirationsstromes bedienen, so hängt dies eben, wie schon v. KERNER bemerkt hat, damit zusammen, dass sie auch noch das grüne vom Blätterdach durchgelassene oder von ihm reflectierte, aber auch schon durch das Chlorophyll in seiner Zusammensetzung modificierte, Licht noch ausnutzen können.

Die früher (S. 154 u. f.) mitgeteilten Beobachtungen über die starke Wärmeabsorption Blattrot führender Gewebe lassen es zweifellos erscheinen, dass, genügende Wasserzufuhr vorausgesetzt, die Gegenwart des Blattrot die Transpiration befördern muss. Handelt es sich nun darum hierfür den directen experi-

mentellen Beweis zu erbringen, so stösst man auf nicht geringe Schwierigkeiten, ein Umstand der keineswegs befremdet, wenn man sich vergegenwärtigt von wie vielen äusseren und inneren Ursachen der Transpirationsvorgang abhängt.

Als ich dunkelfleckige Blätter von *Polygonum persicaria*, *Oxalis Deppei*, *Maranta Kerchoveana* der ursprünglich eigens zu diesem Zweck ersonnenen Kobaltprobe unterwarf, war ich nicht wenig enttäuscht in Bezug auf Schnelligkeit der Verfärbung keinen Unterschied zwischen roten und grünen Bezirken wahrzunehmen; mein Befremden wuchs noch, als ich zu den Versuchen *Medicago intertexta* herbeizog. Wie bei manchen anderen Papilionaceen (*Trifolium*arten) verdunstet hier die Oberseite der Foliola weit stärker als die Unterseite und zwar geht, bei Auflegen blauen Kobaltpapiers auf die erstere, die Verfärbung rascher vor sich über dem grünen Teil der Spreite als über dem dunkelen Fleck. Es wäre nun durchaus verfehlt hieraus den Schluss ziehen zu wollen, dass das in der Oberhaut enthaltene Blattrot daran Schuld sei; die Unterschiede im anatomischen Bau genügen, um das Versuchsergebniss zu erklären; es sind nämlich an den roten Stellen die Stomata spärlicher als an den grünen vorhanden.

Aber abgesehen von derartigen Fällen, in denen der unerwartete Ausfall des Versuchs sich aus anatomischen Unterschieden erklärt, wird man nicht unter allen Umständen erwarten dürfen, eine stärkere Transpiration der roten Bezirke zu finden. Stärkere Erwärmung roter Pflanzentheile wird, im übrigen gleiche Structur vorausgesetzt, die Verdunstungsgrösse nicht unter allen Umständen erhöhen, namentlich nicht bei ungünstiger Wasserversorgung der ganzen Pflanzen. Es kann unter solchen Umständen leicht, in Folge des übermässig gesteigerten Wasserverlustes roter Blätter oder Blattteile, Verengerung ja Verschluss der Stomata eintreten, während die grünen Vergleichsobjecte, die sich zwar weniger stark erwärmen, anfangs allerdings schwächer transpirieren als die roten, dafür aber gleichmässiger mit der Wasserdampfabgabe fortfahren.

Bei vergleichenden Versuchen mit abgeschnittenen, mit der

Schnittfläche in Wasser tauchenden, annähernd gleichgrossen Zweigen der grün- und rotblätterigen Buche (*Fagus sylvatica*) und *Hasel* (*Corylus tubulosa*), konnte ich denn auch durch Wägungen feststellen, dass die rotblätterigen Exemplare relativ stärker transpirierten als die grünen, wenn die Zweige nicht direct der Sonne ausgesetzt, sondern sich zwischen Gebüsch befinden oder in Wasserdampf reicher Atmosphäre, in einem geschlossenen Glaskasten gehalten werden. Bei directer Besonnung und trockener Luft dagegen sah ich nicht selten das Verhältniss sich umkehren, was wohl in der angedeuteten Weise zu erklären sein wird.

Um den Nachweis zu führen, dass an rotfleckigen Blattspreiten die dunkelen Stellen, in Folge ihrer stärkeren Wärmeabsorption, fähig sind stärker zu transpirieren als die grünen, darf man also die Versuchsobjecte nicht etwa bei trockener Luft dem directen Sonnenlicht aussetzen. Unter solchen Bedingungen wird, falls man Lithiumsalpeter, Eosin oder andere leicht ihre Gegenwart verrathende Flüssigkeiten durch den Blattstiel aufsaugen lässt, die Färbung der Gefässbündel sich in kurzer Zeit gleichmässig über die ganze Spreite erstrecken. Selbst dann, wenn die Objecte bei diffusem Licht und in Wasserdampf reicher Atmosphäre gehalten werden, gelingt es nicht häufig auf dem angedeuteten Weg die stärkere Transpiration der Blattrot führenden Teile zu beobachten. Bei rotfleckigen Blättern von *Maranta Kerchoveana*, die mit ihrem Stiel in einprocentiger Lithiumsalpeterlösung tauchten, zeigte sich in mehreren Versuchen, bei der spectroscopischen Untersuchung, das Lithium zuerst in den roten Flecken und erst später in den benachbarten grünen Blattteilen. Weniger geeignete Objecte sind gefleckte Dicotylenblätter, bei denen in Folge der netzaderigen Nervatur die aufgesogene Flüssigkeit sich gleichmässiger über die Spreite verteilt.

Localisation des Erythrophylls.

Das Erythrophyll kann, wie dies die verschiedenen Forscher, die sich mit seiner Verteilung beschäftigt haben, in verschie-

denen Gewebeelementen der Blätter auftreten, allerdings mit einer später zu erörternden wichtigen Ausnahme. Sehr verbreitet ist sein Vorkommen in den Zellen der Epidermis der Blattoberseite bei vielen einheimischen oder doch im freien Lande cultivierbaren Formen, die aus Gegenden mit gemässigtem Klima stammen. Niemals fand ich bei ausgewachsenen Blättern wilder Pflanzen die Blattoberseite gleichmässig roth, — herbstliche und winterliche Rötung sind selbstverständlich hier ausgeschlossen — sondern immer nur, bald mit grösseren, bald mit kleineren dunkelen Flecken auf grünem Grunde. Eine Beschreibung der jederman bekannten Fälle unterlassend, erwähne ich von hierher gehörigen Pflanzen: *Polygonum persicaria, Ranunculus acris, Taraxacum officinale*, *Orchis latifolia* und *maculata, Tulipa Greigi*. Ist das Blattrot auf die Epidermis der Unterseite beschränkt, was besonders häufig bei Schattenpflanzen der Tropen der Fall ist (fig. 1, T. XVII), so erstreckt sich die Rötung in der Regel auf die ganze Blattfläche, deren Oberhaut also in ihrer ganzen Ausdehnung hier als Wärmefang wirksam ist. Die Steigerung der Transpiration kann nun entweder direct die Epidermiszellen betreffen, die, wenn die Structur ihrer Innenseite es gestattet, den Wasserdampf an die Intercellularen abgeben oder aber es werden die benachbarten Parenchymzellen, denen die Wärme durch Leitung zugeführt wird, unter günstigere Transpirationsbedingungen versetzt. Beiderlei Erscheinungen mögen häufig sich combinieren. Dass aber die erstere Alternative nicht selten verwirklicht sein wird, darauf deuten die Structurverhältnisse der Epidermisinnenseite z. B. von *Orchis maculata*, wo an den roten Stellen der Blattoberseite, durch partielle Loslösung der Epidermis von dem daran grenzenden Assimilationsparenchym entstandene, grössere zusammenhängende Intercellularräume den von den Oberhautzellen abgegebenen Wasserdampf aufnehmen können. Von einem Entweichen des Wasserdampfs durch die cuticularisierte Aussenwand der Oberhautzellen kann, nach dem was wir über die Geringfügigkeit der cuticularen Transpiration wissen, kaum die Rede sein.

Angesichts der oft so intensiven Rotfärbung des Zellsafts der

Epidermiszellen vieler Laubblätter muss es in hohem Grade auffallen, dass *das Erythrophyll den ausgewachsenen Schliesszellen immer vollständig fehlt.* So viele Blätter mit roter Oberhaut ich auch untersucht habe, immer habe ich die Schliesszellen, im ausgebildeten Zustande wenigstens, frei von rotem Farbstoff gefunden. Nur in jugendlichen Blättern sind manchmal die Mutterzellen der beiden Schliesszellen und auch die beiden, eben durch Teilung entstandenen Schliesszellen selbst noch mit roter Vacuolenflüssigkeit versehen (z. B. *Corylus avellana var. purpurea*, *Jeffersonia diphylla*). Bald verschwindet aber das Erythrophyll aus den ausgebildeten Schliesszellen, während es den benachbarten Oberhautzellen erhalten bleibt.

Da man diesen Gegensatz zwischen Schliesszellen und übrigen Oberhautzellen kaum als belanglos betrachten wird, so entsteht die Frage, wie derselbe zu erklären sei? Eine befriedigende Antwort glaube ich dahin geben zu können, dass die Abwesenheit des Erythrophylls in den Schliesszellen günstig auf die Grösse von Transpiration und Assimilation einwirkt. Wie kann aber, wird man sich fragen, einmal das Vorhandensein des Erythrophylls, ein anderes Mal sein Fehlen den Vorgang der Transpiration begünstigen?

Hier muss man sich vergegenwärtigen, dass die Verdunstungsgrösse eines Blattes in erster Linie von dem Turgor der Schliesszellen abhängt. Zunahme des Turgors bewirkt eine Erweiterung der Spaltöffnungen und begünstigt das Entweichen von Wasserdampf aus dem Blattinneren; Abnahme des Turgors hat die entgegengesetzte Wirkung zur Folge. Verlieren die Schliesszellen mehr Wasser als sie in derselben Zeit von den angrenzenden Epidermiszellen zu entnehmen vermögen, so nimmt ihr Turgor ab, der Spalt verengert sich, das Entweichen des Wasserdampfs aus dem Blattinneren wird erschwert und zugleich der Assimilationsgaswechsel verlangsamt [1]). Dieser Zustand würde sicher unter günstigen Transpirationsbedingungen leicht ein-

1) vergl. Stahl. Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Bot. Zeitung 1894.

treten, wenn im Zellsaft der Schliesszellen ebenfalls Wärme absorbierendes und in Folge dessen die Wasserdampfabgabe steigerndes Erythrophyll vorhanden wäre. Sein Vorkommen an dieser Stelle wäre entschieden von Nachteil, sowohl für die Transpiration als auch für die Kohlenstoffassimilation. Für uns ist die Ursache des Fehlens von um so grösserem Interesse, als sie eine indirecte Bestätigung abgiebt für die hier vertretene Ansicht über die Bedeutung des Erythrophylls in den Laubblättern als eines Mittels zur Steigerung der Transpiration.

Das Erythrophyll, das in den bisher besprochenen Fällen seinen Sitz, wenn nicht ausschliesslich, so doch vorwiegend in den Oberhautzellen hat, fehlt bei anderen Pflanzen in der Epidermis und ist auf die Zellen des Assimilationsparenchyms beschränkt. Von einheimischen oder bei uns im Freien cultivierten Pflanzen erwähne ich *Ranunculus ficaria*, *R. lanuginosus*, *Podophyllum Emodi*, *Phyteuma spicatum*, *Arum maculatum*, *Erythronium dens canis*. Der rote Farbstoff ist hier bald in palissadenförmig ausgebildeten Parenchymzellen der Oberseite, bald in Schwammparenchymzellen der Unterseite (*Arum maculatum*) vorhanden.

Bemerkenswert ist das Verhalten von *Ranunculus ficaria* und *Phyteuma spicatum*. Von der ersten Pflanze findet man, wie schon S. 174 erwähnt worden ist, nicht selten, besonders an feuchten schattigen Plätzen, Exemplare, deren Blätter nicht rein grün sind, sondern auf dem freudig grünen Grunde der Oberseite unregelmässig gestaltete Flecken von abweichender dunkeler Färbung tragen. An dem auf fig. 2, T. XVI abgebildeten Exemplar, welches aus der Umgegend von Jena stammte, werden Mittelnerv und einige Seitennerven von einem dunkelgefärbten, hie und da unterbrochenen Saume begleitet. Ausserdem finden sich zerstreute, auf die übrige Fläche verteilte helle Flecken, auf deren innere Beschaffenheit wir später zurückkommen.

An den dunkel gefärbten Stellen unterscheiden sich die Palissadenzellen von denen der rein grünen Bezirke, nicht nur durch den roten Zellsaft, sondern auch durch die *grösseren*

Lufträume, die sie von ihren Nachbarinnen trennen; das Entweichen des Wasserdampfes wird also an den geröteten Stellen noch durch die stärkere Entwickelung der Intercellularräume begünstigt.

Die herzförmigen Blattspreiten von *Phyteuma spicatum* führen, wie bekannt, einen sehr auffälligen dunkelen Fleck. Der Farbstoff ist hier in den an die farblose Oberhaut grenzenden Zellen des Assimilationsparenchyms gebunden, welche einen von den übrigen Stellen ganz abweichenden Bau zeigen. Während in den rein grünen Teilen der Spreite diese oberste Schicht aus normal gelagerten, allerdings ziemlich niedrigen Palissadenzellen besteht, ist sie an den dunkelen Flecken aus Zellen zusammengesetzt, deren grösster Durchmesser parallel zur Blattfläche orientiert ist. Hier wirken also drei Umstände gleichsinnig fördernd auf die Transpiration: das Blattrot, die Orientierung der Zellen und die grossen Luftlücken.

Sehr zahlreich sind namentlich in den Tropen die Pflanzen, bei denen das Erythrophyll, wenn nicht ausschliesslich, doch hauptsächlich seinen Sitz in den Zellen des Schwammparenchyms der Blattunterseite hat: (Fig. 3 u. Fig. 4, T. XVII). Es ist überflüssig diese Thatsache weiter zu commentieren, da der hervorragende Anteil des Schwammparenchyms beim Vorgang der Transpiration allgemein anerkannt ist.

Die Zahl der Pflanzen, die sich des Erythrophylls bedienen um die Transpiration zu steigern, ist auch in unserer einheimischen Flora weit grösser als man es nach der immerhin relativ geringen Zahl von Pflanzen mit auffällig gefleckten Blättern vermuthen würde. Sieht man sich nämlich die Blätter der krautigen Gewächse, namentlich im Frühling, mit der Lupe oder unter dem Microscop an, so ist man überrascht wie häufig, um die Spaltöffnungen herum, die Epidermiszellen, immer mit Ausnahme der Schliesszellen, Blattrot führen. Oft sind es allerdings nur wenige Zellen die rot sind. Das Blatt wird, um einen treffenden *Kerner*'schen Ausdruck zu benutzen, hier besonders an den Entweichstellen des Wasserdampfs geheizt.

Nicht nur die Blattspreiten, sondern auch die Blattstiele, Blattscheiden saftreicher Blätter, ja die krautigen Stengel wenden jene Heizvorrichtung an, denn wenn wir der Rotfleckigkeit, die man hier kaum als der Stoffwanderung dienstbar ansehen kann, besonders häufig bei saftreichen Stengeln und Blattstielen z. B. der Umbelliferen wie *Conium maculatum*, ferner von *Polygonum Sieboldii*, besonders aber der tropischen krautigen *Araceen* (*Amorphophallus* u. s. w.) begegnen, so lässt sich leicht ein Grund dafür angeben, warum gerade diese saftreichen Gebilde sie in besonders ausgebildetem Maasse besitzen. Der fleischige, gefleckte Blattstiel eines *Amorphophallus*, der eine mächtig entwickelte Spreite zu tragen hat, ist selbst der Sitz reger Stoffwechselprocesse, die hier um so notwendiger erscheinen, als die Tragfestigkeit des ganzen Stieles hauptsächlich auf dem Turgor seiner Zellen beruht. In der Peripherie des spaltöffnungführenden Stieles ist Assimilationsgewebe vorhanden, seine Versorgung mit den erforderlichen Nährsalzen durch das reichlich vorhandene Erythrophyll begünstigt. Die hier an den dunkelen Stellen angebrachte Heizvorrichtung, verbunden mit der später zu behandelnden Hellfleckigkeit, ist bei den Araceen dieses Typus um so erspriesslicher, als der Blattstiel hier durch die gleich einem grünen Schirm über ihm angebrachte, mächtig entwickelte Spreite beschattet wird und um so wichtiger, als die Pflanze in der stagnierenden feuchten Luft des schattigen Tropenwaldes ihre eigentliche Heimat findet. Das Bedürfniss der Transpirationssteigerung genügt meines Erachtens um uns das so sonderbare, oft schlangenähnliche Aussehen jener Araceenblattstiele verständlich zu machen. Die manche Thiere abschreckende Schlangenähnlichkeit (vgl. S. 145) ist wohl eine blos zufällige Nebenerscheinung. Dass sie etwa durch Selection noch eine Steigerung erfahren haben mag, ist eine nicht von vornherein abzulehnende Möglichkeit, scheint uns aber um so weniger wahrscheinlich zu sein, als diese Pflanzen in ihrem gefährlich wirkenden Rhaphidenapparat gegen omnivore Thiere schon hinreichend geschützt sind.

Die im Dienste der Transpiration stehende Heizvorrichtung

findet sich zwar besonders verbreitet bei Blättern von zarterer, krautiger Beschaffenheit, ist aber keineswegs mit anders beschaffener Consistenz unvereinbar. Schon in der mitteleuropäischen Flora treten uns succulente Pflanzen mit partieller Rötung der Spreite entgegen. Bei *Sempervivum tectorum* ist das spaltöffnungreiche Blattende durch intensive Rötung ausgezeichnet. Es mag zunächt befremdend erscheinen, wenn von einer Einrichtung zur Transpirationssteigerung die Rede ist bei einer succulenten Pflanze, die man wie alle Succulenten immer nur als Beispiel eines gegen Wasserverlust besonders gut geschützten Organismus anführt. Hierbei ist aber nicht zu vergessen, dass bei allen Landpflanzen ohne Ausnahme Einrichtungen sowohl zur Förderung als zur Beschränkung der Wasserdampfabgabe bestehen; in anderen Worten es ist jede Pflanze im Stande die Transpiration in mehr oder weniger ausgiebigem Grade zu regulieren und in nicht wenigen Fällen finden sich die wirksamsten Schutzmittel gegen Austrocknung vereint an demselben Blatt mit Einrichtungen zur Förderung der Wasserdampfabgabe. Nur beziehen sich — und diese für das Verständniss wichtige Unterscheidung, ist oft zu sehr vernachlässigt worden — die ersteren vorwiegend auf die cuticuläre Transpiration, die letzeren auf die der Pflanze allein förderliche, weil Assimilationsgaswechsel ermöglichende und Nährsalzherbeischaffung begünstigende stomatäre Transpiration.

Besonders die Epiphyten, deren so ausserordentlich merkwürdige, zuerst durch Schimper [1]) genauer studierte Anpassungserscheinungen so manches Licht auf die ganze Pflanzenbiologie geworfen haben, zeigen die beiderlei vorher erwähnten Einrichtungen in schönster Weise vereinigt. Zu der mächtig entwickelten Cuticula, die epiphyten *Orchideen* gestattet Monate lang ohne Wasseraufnahme bei intensiver Besonnung auszuharren, kommt nicht selten Erythrophyllie (*Oncidium papilio*) oder Hellfleckigkeit hinzu (*Phalaenopsis Schilleriana*). Die *Cyrtandree Aeschynanthus marmoratus*, deren abgeschnittene Blätter

1) A. F. W. Schimper. Die epiphytische Vegetation Amerikas. Jena 1888.

dank der wasserdichten Cuticula und des in dem Wassergewebe aufgespeicherten Wassers sich wochenlang frisch erhalten, besitzt in dem stellenweise reichlich vorhandenen Erythrophyll ein ergiebiges Förderungsmittel der Transpiration.

Jugendrote Pflanzenteile.

Ehe wir mit der Rotfärbung als Mittel zur Hebung der Transpiration abschliessen, muss hier noch derjenigen Fälle gedacht werden, in denen das Erythrophyll blos vorübergehend, in der jungen in Entfaltung begriffenen Blattspreite vorkommt, um jedoch später wieder vollständig zu verschwinden. Für die einheimischen Gewächse, deren Rötung in so deutlicher Weise durch niedere Temperaturen begünstigt wird, könnte man vielleicht geneigt sein anzunehmen, dass es hierbei blos auf Begünstigung der Stoffwanderung oder von Stoffwechselprocessen im Allgemeinen ankomme. Bedenkt man aber, dass die Rotfärbung jungen Laubes auch in den Tropen auftritt und dort eine der merkwürdigsten Eigentümlichkeiten der Pflanzenwelt ausmacht, so wird man doch in Erwägung ziehen müssen, ob nicht der Vorteil der Rötung ausserdem noch nach einer anderen Seite zu suchen sein mag.

Ihre höchste Ausbildung erreicht, wie aus vielen Reisewerken und Schilderungen der Tropen ersichtlich ist, die so auffallende Färbung des jungen Laubes in den feuchtesten Strichen der Tropenländer. In Mexico habe ich sie namentlich in den feuchten, tief eingeschnittenen *barrancas* der *tierra caliente* gefunden, während in den trockeneren höheren Lagen nur die auch uns bekannten lichten Farbentöne vertreten waren. Die Färbung des jungen Laubes, die besonders intensiv hervortritt, so lange der Chlorophyllapparat noch mangelhaft ausgebildet ist, kann weder an niedrige Temperatur, noch an intensive Beleuchtung geknüpft sein, denn in Java, wie in Mexico, fand ich viele der schönsten Färbungen im dichten Waldesschatten.

Nicht weniger auffallend als die Intensität der Färbungen ist die Mannigfaltigkeit der Farbentöne. Rot in verschiedenen

Nuancen herrscht vor, jedoch sind auch andere Farben nicht ausgeschlossen. Im botanischen Garten von Buitenzorg habe ich einige Farbentöne vermerkt, die aber die vorkommende Mannigfaltigkeit bei weitem nicht erschöpfen. Neben fast rein weissen Spreiten, die ziemlich selten sind, fallen vor allem rotfarbige Blätter in verschiedenen Schattierungen auf. Besonders häufig sind hellrötliche Töne, die wir auch von manchen unserer Holzgewächse kennen; dazu kommen aber weinrote Färbungen (*Tetracera laevigata* Miq., *Oxymitra biglandulosa* Scheff.), hellkastanienbraune (verschiedene *Gnetumarten*), hellrosa farbige (*Capura spectabilis* Bl., verschiedene *Jambosa*-arten und andere *Myrtaceen*), ja prächtig blaue (*Kibessia azurea* Dc.).

Es dürfte schwer fallen, namentlich ausserhalb der Tropen, die Bedeutung aller dieser so auffallenden Färbungen im einzelnen festzustellen. Dass die Lichtschirmtheorie, (vergl. weiter oben S. 159 u. f.) wenigstens insofern, als das in den jugendroten Blättern der Tropenpflanzen vorherrschende Blattrot diese Funktion übernehmen soll, auch hier versagen wird, ist um so sicherer anzunehmen, als ja der zu schützende Chlorophyllapparat sich erst dann völlig ausbildet, wenn der Farbstoff schon verschwunden oder im Verschwinden begriffen ist. Dasselbe gilt von der Annahme *Keeble*'s, der auf Grund richtiger, aber unrichtig gedeuteter Versuche (vergl. weiter oben S. 152) in dem Erythrophyll, welches die Wärmestrahlen reflectieren soll, eine Schutzeinrichtung gegen übermässige Erwärmung erblickt.

Gegen beide Ansichten spricht schon der Umstand, dass viele der schönsten Färbungen jugendlichen Laubes an schattigen Standorten angetroffen werden. Wenn auch der Gedanke, dass es auf Begünstigung der Stoffwanderung, die für die jugendroten und herbstlich geröteten Blätter der Pflanzen kühler Erdstriche unabweisbar ist und auch für Pflanzen der, während der Belaubungszeit Tag und Nacht hoch temperierten Tropenländer nicht von vornherein zurückzuweisen ist, da ja rote Blattnervatur auch in den Tropen häufig genug vorkommt (viele *Begonien*, *Musa ensete*), so muss man sich doch fragen, ob der Vorteil der Dunkelfärbung des jungen Laubes nicht nach der-

selben Seite zu suchen sei, wie bei den permanent roten Blättern, nämlich in der Förderung der Transpiration?

Die gegenteilige Ansicht *Keeble*'s, welcher sich speciell auf die Hängezweige tropischer *Caesalpinieen*, wie *Amherstia nobilis* u. s. w. bezieht und nicht nur in der Rotfärbung, sondern auch in der Hängelage eine Schutzvorrichtung gegen Versengung und überstarke Transpiration erblickt, ist um so weniger plausibel, als jene Gewächse, wie der Verfasser selbst hervorhebt, Schattenpflanzen sind.

Bekräftigt wird die hier gegebene Deutung der an jugendliche Stadien geknüpften Rotfärbung durch die Thatsache, dass neben gleichmässig dunkel gefärbten Blättern auch solche vorkommen, bei denen die Spreite hell und dunkel gesprenkelt ist und die also ganz an die dauernd gefleckten Blätter erinnern, nur dass bei ihnen dieser Zustand bloss vorübergehend ist. *Brownea hybrida* und *B. grandiceps* gehören zu jenen Tropenpflanzen, deren junge Triebe schlaff herunterhängen. In fig. 1, T. XII meiner Abhandlung „über Regenfall und Blattgestalt" Bd. XI dieser Annalen, ist ein frisch austreibendes Exemplar von *Br. grandiceps* abgebildet. Eine einzelne Blattfieder ist in fig. 1, T. XVI dieser Abhandlung dargestellt. Die in eine lange Träufelspitze auslaufende Blättchenspreite führt abgerundete mehr oder weniger zusammenhängende grüne Makeln auf braunrotem Grunde. Das Erythrophyll ist in den roten Bezirken auf zwei Zellagen der Mitte des Blattquerschnittes beschränkt; Oberhaut und Gefässbündel sind frei von Farbstoff, der auch aus den erwähnten Schichten verschwindet, sobald das Blatt seine definitive Ausbildung und Ausbreitung erreicht hat. Ich begnüge mich hier mit der Erwähnung dieser Fälle von Sprenkelung jugendlicher Blätter, die ziemlich selten zu sein scheinen. Die Erklärung der Sprenkelung wird sich allerdings erst aus den im folgenden Abschnitt mitzuteilenden Erörterungen ergeben.

Wenn man die Berechtigung der in diesem Abschnitt gegebenen Deutung der an jugendliche Stadien geknüpften totalen oder partiellen Rotfärbung zugiebt, so muss man sich des weiteren fragen, womit es wohl zusammenhängen mag, dass das

Blattrot, welches bei manchen Schattenpflanzen sich zeitlebens erhält, bei der Mehrzahl der Pflanzen freier Standorte und auch vielen Schattenbewohnern verschwindet, sobald das Blatt die volle Ausbildung erreicht und die fixe Lichtlage angenommen hat?

Wenn die Transpiration überhaupt ein wichtiger Vorgang ist und wir die Pflanzen sich so mannigfaltiger Mittel bedienen sehen, um sie zu fördern, so darf es nicht wundern, wenn die jugendlichen Blätter, die zu ihrer Ausbildung reichliche Nährsalzzufuhr erheischen, bei denen aber die Transpirationsgrösse aus so verschiedenen Gründen schwächer ist als im ausgewachsenen Zustande, sich des Erythrophylls zur Hebung derselben bedienen. Wenn andererseits das Blattrot später aus dem ausgewachsenen Blatte verschwindet, so mag dies zum Teil damit zusammenhängen, dass es entbehrlich geworden ist oder aber seine Gegenwart unter Umständen nachteilige Folgen haben könnte. Erhielte sich der rote Farbstoff bei völlig ausgebreiteten Blättern sonniger, zeitweise wasserarmer Standorte, so wäre vielleicht nicht selten die Gefahr der Versengung vorhanden; häufig genug träte jedenfalls eine übermässige Steigerung der Transpiration ein; das Blatt würde welken oder wenigstens, durch Verengerung der Spaltöffnungen, in seiner Assimilationsenergie geschwächt. Bemerkenswerth ist es jedenfalls, dass die in kühlen Frühlingsperioden bei uns so verbreitete Rötung der jungen Triebe bei der grossen Mehrzahl der Pflanzen verschwindet, sobald die ersten warmen Frühlingsnächte eingetreten sind.

Hellfleckige Blätter.

Wenn man als erwiesen betrachtet, dass die Pflanze in dem Blattrot ein Mittel zur Förderung der Transpiration besitzt, so wird man auch zu begreifen suchen, wie es kommt, dass neben Pflanzen, bei denen die ganze Oberhaut der Unterseite oder das gesammte Schwammparenchym den Farbstoff führen, auch solche existieren, bei denen das Erythrophyll nur grössere oder kleinere Bezirke rot färbt; man wird sich die Frage

stellen, warum das Blatt den Farbstoff nicht gleichmässiger ausbildet und in mehr oder weniger ausgedehnten Bezirken auf den daraus erwachsenden Vorteil der rascheren und stärkeren Erwärmung verzichtet? Bei der Beantwortung dieser Frage wird man zweierlei verschiedene Fälle auseinander halten müssen. Dort wo das Blattrot auf die Oberseite des Blattes (Oberhaut oder daran grenzendes Assimilationsparenchym) concentriert ist, liegt die Annahme nahe, dass die Differenzierung in verschiedene Bezirke den Sinn hat neben Stellen, in denen wie sonst in den rein grünen Blättern die Funktionen der Assimilation und Transpiration gleichmässig nebeneinander bestehen, noch andere zu schaffen, die bei wenn auch geringer Beeinträchtigung der Assimilation dafür um so geeigneter sind unter erschwerten Transpirationsbedingungen den Zufluss mineralischer Nahrung zu begünstigen. Diese Auffassung dürfte eine befriegende, wenn auch vielleicht nicht erschöpfende Erklärung abgeben für viele rotfleckige Pflanzen der einheimischen Flora (*Orchis maculata*, *Polygonum persicaria*, *Phyteuma spicatum*, die fleckigen *Compositen*). Nicht mehr ausreichend ist sie aber für die Fälle, wo das Blattrot auf das Schwammparenchym oder gar auf die Epidermis der Blattunterseite beschränkt ist und trotzdem grössere Blattbezirke des Farbstoffs entbehren oder denselben doch nur in minimalen Quantitäten enthalten z. B. *Sonerila Hendersoni* (fig. 7 *a* u. *b*. T. XVI) und *Begonia falcifolia* (fig. 4 *a* u. *b* T. XVII). Von einer Beeinträchtigung der Assimilation durch das Erythrophyll kann natürlich hier kaum die Rede sein. Die Erklärung des Farbstoffmangels in den hellen Bezirken ist nach einer anderen Seite zu suchen, sie ist *implicite* enthalten in der Erklärung der hellen Flecken, die seltener bei einheimischen Pflanzen, um so häufiger aber und zwar in wunderbarer Ausbildung bei zahlreichen Schattenpflanzen der Tropenländer angetroffen werden.

Die hellen Flecken, deren Farbe vom lichten Graugrün bis zum glänzenden Silberweiss geht, sind meist dadurch bedingt (vergl. Hassack l. c.), dass mehr oder weniger ausgedehnte Lufträume, gewöhnlich zwischen Epidermis und oberste Parenchymlage

eingeschoben sind. Kerner, der das Vorkommen der einheimischen Formen, wie *Galeobdolon*, *Pulmonaria*, *Cyclamen* an recht feuchten, schattigen Standorten hervorhebt, sieht in den hellen Flecken Mittel zur Förderung der Transpiration, worin wir ihm beistimmen, wenn auch seine Annahme, dass es sich hier blos um eine mächtigere Entwickelung der Lücken des Schwammparenchyms handele, sicher nur für die wenigsten Fälle wie z. B. für *Trifolium pratense*, dessen helle Blattstellen blaues Kobaltpapier besonders rasch röten, passt und gerade für die grossen Silberflecken vieler Tropenpflanzen ganz unzureichend ist. Denn gerade bei diesen fehlen in der grossen Mehrzahl der Fälle die Spaltöffnungen, die ja überhaupt aus leicht begreiflichen Gründen von der Blattoberseite der tropischen Schattenpflanzen gewöhnlich ausgeschlossen sind, über den hellen Stellen vollständig: *Begonia rex*, *Justicia picta*, *Cypripedium Lawrenceanum*, *Anthurium crystallinum*, *Pteris cretica* var. *albo-lineata* u.s.w.

Auch bei manchen einheimischen hellfleckigen Pflanzen werden die Spaltöffnungen auf der Oberseite vermisst: *Cyclamen europaeum*, *Goodyera repens*, oder es sind dieselben, wenn sie an der Oberseite des Blattes überhaupt vorkommen, seltener über den hellen als über den grünen Bezirken: *Galeobdolon luteum*, *Lamium maculatum*, *Sylibum marianum*. Die hellere Färbung der Stellen, deren physiologische Funktion wir festzustellen suchen, ist zwar hauptsächlich den stärker entwickelten und oft, z. B. bei den silberglänzenden Blättern der *Begonien*, parallel zur Oberfläche angeordneten Intercellularräumen zuzuschreiben, in vielen Fällen wird sie aber verstärkt, in anderen wieder hauptsächlich erreicht durch mangelhafte Ausbildung der Chlorophyllkörner.

Ist die Luftschicht, welche die Spiegelung verursacht, direct zwischen Epidermis und Assimilationsparenchym eingeschoben, so sind die im darunter liegenden Gewebe befindlichen Chlorophyllkörner allerdings oft ebenso kräftig ausgebildet als an den dunkelen Stellen: *Trifolium pratense*, *Lamium maculatum*. Anders gestaltet sich die Sache bei *Ranunculus ficaria*, wo der Lichtreflex durch einen unter der obersten Parenchymschicht liegenden

Intercellularraum hervorgerufen wird. Bei dieser Pflanze sind an den hellen Stellen die Palissadenzellen, welche an den grünen und roten Bezirken vorkommen, durch annähernd kugelige oder eiförmig (fig. 5, T. XVII) gestaltete Zellen ersetzt, die mit ihrer abgerundeten Innenseite an grössere Intercellularräume grenzen, deren Luft die Reflexion des Lichtes verursacht. Während nun aber die tiefer liegenden Zellen des Schwammparenchyms (bei *b*) grosse, normal grüne Chlorophyllkörner führen, sind die entsprechenden Gebilde in den Zellen ausserhalb der Luftschicht klein (bei *a*) und von auffallend blassgrüner Färbung.

Bei tropischen Schattenpflanzen ist das Zurücktreten des Chlorophylls in den hellen Blattbezirken sehr verbreitet. Von Dicotylen sei auf *Sonerila Hendersoni* hingewiesen. Fig. 7 *a* und *b* auf Tafel XVI stellen Ober- und Unterseite eines Blattes dar. Die Oberseite ist frei von Spaltöffnungen. Auf Querschnitten durch die oberseits grün, unterseits rot erscheinenden Teile der Spreite treffen wir unter der Oberhaut, deren Zellen schwach nach aussen gewölbt sind, eine Lage von Palissadenzellen, darunter drei Lagen von Schwammparenchym. Unter den runden weissen Stellen fehlt das Palissadengewebe; es ist ersetzt durch zwei Schichten von Schwammparenchym, deren Zellen grosse Luftlücken zwischen sich lassen und in ihrem Inneren keine normale Chorophyllkörner, sondern bloss winzige Leucoplasten führen. Unter den hellen Flecken fehlt unterseits das Blattrot, welches an den dunkelen Stellen in den Zellen der Oberhaut localisiert ist.

Von Monocotylen mit mangelhafter Ausbildung des Chlorophylls unter den hellen Flecken erwähne ich *Dracaena Goldieana*, *Cypripedium javanicum*, *C. Lawrenceanum*, *Cryptanthus Beuckeri*. Bei *Dracaena Goldieana* wechseln fast weisse Binden mit grünen ab. Bei *Cypripedium Lawrenceanum* ist die Spreite in annähernd viereckige, abwechselnd weisslich und grün gefärbte Felder eingeteilt. Die helle Färbung der weisslichen Stellen beruht teils auf der mächtigeren Entwickelung der Intercellularräume, teils auf der schwächeren Ausbildung des grünen Farbstoffs in den Chlorophylkörnern. Bei der *Bromeliacee Cryptanthus Beuckeri*, deren

oberseits gelblich grüne Lamina dunkelgrüne hieroglyphenähnliche Flecken besitzt, ist die Chlorophyllreduction im Blatte eine sehr weit gehende, da die dunkelen Stellen an Ausdehnung den hellen gegenüber so weit zurücktreten, dass sie blos etwa halb so ausgedehnt sind als die hellen. An den lichten Stellen sind bei dieser Pflanze die Chlorophyllkörner in der oberen Hälfte des Blattquerschnitts durch fast farblose Leucoplasten vertreten.

Noch weiter geht die Reduction des Chlorophylls bei dem buntblätterigen *Caladium bicolor* Vent., von dem allerdings nicht leicht festzustellen ist, in wie weit hier schon die künstliche Zuchtwahl eingegriffen hat. Auf der sonst rein grünen Spreite finden sich rote und weisse Flecken von grösserer oder geringerer Ausdehnung. Die Structur der Blattunterseite ist an den weissen Stellen die gleiche wie an den grünen. Die Stomata sind in gleicher Zahl, das Schwammparenchym führt gleich grosse Lacunen, nur sind die Chlorophyllkörner sehr unvollkommen ausgebildet und das Chlorophyllarme Schwammgewebe reicht hier bis an die etwas eingesunkene Epidermis der Oberseite heran.

Ebenso bemerkenswerth ist der Bau des Blattes von *Dieffenbachia picta Schott var. Bausei*, die an feuchten Plätzen in Westindien und im tropischen Südamerika ihre Heimat haben soll. Die Grundfarbe des Blattes ist hier ein sehr lichtes Grün. Nur die Blattnerven heben sich als zarte dunkelgrüne Streifchen davon ab. Ausserdem ist der Blattrand unregelmässig dunkelgrün gesäumt und einzelne dunklere Flecken sind über das Blatt zerstreut. In der Epidermis der Blattunterseite sind die Stomata am zahlreichsten an den oberseits ganz weissen Stellen, etwas spärlicher an den lichtgrünen und dunkelgrünen.

Von allen weissfleckigen Blättern, die ich untersucht habe, ist diese *Aracee* diejenige, welche die schwächste Ausbildung des Chlorophyllapparates in den weissen Stellen zeigt. Nur in den Schliesszellen der Spaltöffnungen sind die Chlorophyllkörner, wenn auch klein, doch normal ausgebildet. Die Zellen des grosslückigen Schwammparenchyms führen ausser einigen winzigen

lichtgrünen Leucoplasten nur wasserhellen Inhalt und trotzdem möchte ich sie nicht für pathologisch afficiert halten, da sie einen grossen durchaus normal aussehenden Zellkern führen.

Wie hat man sich nun diese höchst sonderbaren Bildungen zu erklären? Ganz sicher sind die Silberflecken der *Begonien*, die hellen Stellen der gefelderten *Cypripedien*, der quer gebänderten *Dracaena Goldieana*, die weissen Flecken von *Dieffenbachia* und mancher anderen Pflanzen nicht erst bei Gartenformen entstandene und durch künstliche Zuchtwahl erhaltene Eigenschaften, sondern sie kommen bei wild wachsenden Pflanzen vor, müssen also der natürlichen Auslese unterlegen haben und sich als günstige, den Verhältnissen entsprechende physiologische Eigenschaften erhalten und weitergebildet haben. Sehr befremden muss es im ersten Augenblick, dass an schattigen Standorten, wo sonst gewöhnlich Blätter mit lebhaft grüner Spreite angetroffen werden, es wiederum Pflanzen giebt, die ihren Chlorophyllgehalt verringern und ausserdem, durch Einschaltung von das Licht reflectierenden Luftschichten, das Eindringen der Strahlung in das Blattinnere erschweren. Schon *a priori* ist zu erwarten, dass durch die in Rede stehenden Organisationsverhältnisse die Assimilationsenergie beträchtlich geschwächt werden muss. Dass dies thatsächlich der Fall ist, lässt sich leicht durch das Experiment beweisen.

Ein nicht ganz ausgewachsenes Blatt von *Begonia rex*, dessen Spreite in dreierlei verschieden gefärbte Bezirke — rein grüne, braunrote und silberglänzende — differenziert war, liess ich bis zum Verschwinden der Stärke aus den Parenchymzellen im Dunkelen stehen. Das entstärkte Blatt wurde nunmehr dem Sonnenlicht ausgesetzt. Um das vielleicht zu intensive Licht zu dämpfen und zugleich Bedingungen herzustellen, die denen des natürlichen Standorts unserer Versuchspflanze entsprechen, wurde ein grosses Blatt von *Aristolochia sipho* zwischen Sonne und *Begonien*blatt eingeschoben. Nach zwei und abermals nach vier Stunden wurden kleine Fragmente aus den verschiedenfarbigen Bezirken des *Begonien*blattes herausgeschnitten und zwar jedesmal aus nahe benachbarten Blattpartieen. Bei Vornahme

der Jodprobe ergab sich in Bezug auf Stärkegehalt der einander homologen Parenchymzellen kein bemerkenswerter Unterschied zwischen grünen und roten Stellen; alle Zellen führten annährend gleich grosse Stärkekörner. In den entsprechenden Zellen unter dem Silberspiegel waren dagegen die Stärkekörner viel kleiner, in den Parenchymzellen der Unterseite kaum nachzuweisen.

Wenn also schon an das Vorhandensein der Silberflecke, die das Eindringen der Strahlung in das sonst chlorophyllreiche Gewebe erschweren, eine beträchtliche Schwächung der Assimilationsenergie geknüpft ist, so muss die Einbusse noch grösser sein bei jenen Blättern, deren Chlorophyll so mangelhaft ausgebildet ist, wie bei den erwähnten *Cypripedien*, der *Dracaena*, der *Dieffenbachia*. Diese Einbusse an Assimilationsenergie dürfte manchem Descendenztheoretiker als willkommenes Beispiel gelten für das Bestehen schädlicher Eigenschaften, die trotz natürlicher Auslese sich erhalten und gar weiter ausbilden sollen. Eine solche Annahme wäre aber hier durchaus verfehlt. Die Pflanze bringt zwar ein Opfer durch Erschwerung der Assimilationsbedingungen, aber nur um sich eines anderen, unter den waltenden Umständen wichtigeren Vorteils zu versichern: *dieselben Structurverhältnisse, welche die Assimilation erschweren, befördern unter gewissen physikalischen Bedingungen die Transpiration.*

Der Versuch die Hellfleckigkeit der Blattspreiten mit der grossen Luftfeuchtigkeit der Standorte in Beziehung zu bringen, stösst zunächst auf nicht geringe Schwierigkeiten, wenn man bedenkt, dass in Gesellschaft der hellfleckigen Kräuter auch rotfleckige oder unterseits gleichmässig rote Blätter angetroffen werden, ja sogar an denselben Blattspreiten neben den hellen Flecken oder Silberspiegeln dunkele erythrophyllführende Bezirke nicht selten vorkommen. Besondere Hervorhebung verdient auch das Verhalten einiger tropischen Pflanzen, die sowohl in rein grünen als auch in buntblätterigen Varietäten in unsere Gewächshäuser gelangt sind. So findet sich *Begonia heracleifolia* in einer Form mit gleichmässig freudig grüner Blattspreite, während eine andere als *var. nigricans* be-

zeichnete Pflanze, bei der die Ränder des gelappten Blattes durch Blattrot tief dunkel, fast schwarzbraun gefärbt sind. Der mittlere, die stärkeren Rippen umsäumende Teil der Spreite ist nun keineswegs rein grün, wie bei der vorigen Varietät, sondern, wegen den zwischen Oberhaut und Assimilationsgewebe eingeschalteten Intercellularräumen, graugrün, so dass also die Spreite in ihrer ganzen Ausdehnung nirgends rein grüne Farbe aufweist. Dasselbe gilt für *Begonia imperialis*, von welcher zwei Varietäten *smaragdina* und *maculata* in unseren Warmhäusern verbreitet sind. Die erstere zeigt (vgl. T. XVI fig. 4) eine gleichmässig freudig grüne Spreite; bei der zweiten (T. XVI fig. 3) führt die sonst graugrüne Lamina braune Flecken, die vom Rande ausgehend, sich mehr oder weniger nach der Mitte hin erstrecken, doch ohne die stärkeren Seitennerven zu berühren. Beiderlei Eigenschaften, die bei den bunten Varietäten nebeneinander auftreten, müssten, so denkt man zunächst, sich eigentlich ausschliessen, da es schwer verständlich erscheint, wie einmal an den dunkleren Stellen die ganze Organisation darauf hinarbeitet die Sonnenstrahlung sich dienstbar zu machen, das andere Mal wieder die Absorption der Strahlen durch die Einschiebung von Luftschichten erschwert wird. Und doch gelingt es zum Verständniss dieser merkwürdigen Organisation zu gelangen, wenn man genau erwägt, unter welchen Bedingungen die Vegetation jener Pflanzen vor sich geht. Die Luft ist dort, am schattigen Waldgrund oder im Sprühregen von Wasserfällen entweder mit Wasserdampf gesättigt oder doch dem Sättigungspunkt sehr nahe. In den sonnigen Morgenstunden gelangen einzelne Sonnenstrahlen direct oder vielfach reflectiert oder nachdem sie Blattspreiten durchstrahlt haben auf die scheckigen Pflanzen des Waldbodens, deren Blätter sich in Folge der eintretenden inneren Erwärmung in der Lage befinden Wasserdampf an die feuchte Luft abzugeben. Am günstigsten situirt sind jetzt die mit Erythrophyll versehenen Blätter oder Blattbezirke, aber auch die rein grünen, ja sebst die silberweissen Stellen werden trotz der ungünstigeren Absorptionsbedingungen, falls ihnen reichlichere Strahlung zukommt,

höher temperiert sein als die sie umgebende Luft und mithin ist die Möglichkeit einer Wasserdampfabgabe auch bei gesättigter Luft vorhanden. Wie bekannt umwölkt sich in den Tropen, während der Regenzeit, der Himmel oft schon in den späteren Vormittagsstunden. Gewaltige Regenmassen stürtzen hernieder und wenn sich der Himmel gegen Abend auch wieder aufklärt, so ist doch von einer erheblichen Wärmezufuhr nicht mehr die Rede. Luft und Pflanzen kühlen sich ab, allerdings äusserst langsam, da die täglichen Temperaturschwankungen sehr gering sind. Die Abkühlung beginnt oft schon in den Mittagstunden und setzt sich die ganze Nacht hindurch fort. Erst am Morgen, nach Sonnenaufgang, wird den Blättern wieder Wärme zugeführt. Die Abkühlung der Blattspreiten, insofern sie auf Ausstrahlung beruht, ist nun bei hell und dunkel gefleckten Blättern, wie dies unsere weiter oben (S. 159) mitgeteilten Versuche gezeigt haben, nicht gleichmässig über die Fläche verteilt. Da die Ausstrahlung direct der Wärmeabsorption proportional ist, so werden die hellen Stellen mit ihren als Isolatoren wirkenden Luftschichten sich langsamer als die grünen und diese wiederum langsamer als die roten abkühlen; sie bleiben bei sinkender Lufttemperatur und erschwerter Ausstrahlung, wie sie ja thatsächlich auf dem Waldboden im Schutze des Laubdaches vorhanden sein muss, höher temperiert als die Luft und es ist, so lange die erwähnten Bedingungen verwirklicht sind, die Abgabe von Wasserdampf an die Luft möglich, selbst dann noch wenn diese vollständig gesättigt ist. Eine ganz wesentliche Begünstigung erleidet an den höher temperierten Stellen die Transpirationsgrösse auch noch dadurch, dass sie sich weit langsamer und schwächer mit Thau beschlagen als die kühleren Partieen.

In den Tropen habe ich leider versäumt in den Abend- und Nachtstunden Temperaturmessungen an den Blattspreiten auszuführen. In der feuchten unbewegten Luft unserer Warmhäuser fand ich, Abends und in der Nacht, beim Umwickeln der Thermometerkugel mit der Lamina, die Blätter annähernd gleich temperiert wie die Luft. Thermoelectrische Messungen,

die hier, wo es sich um kleine Unterschiede handelt, allein zum Ziele führen könnten, habe ich unter diesen Verhältnissen, welche denen des Tropenwaldes sehr nahe stehen, nicht ausführen können.

Man könnte nun geneigt sein die unter den erwähnten Umständen stattfindende Begünstigung der Transpiration bei den hellen, mit Isolatoren versehenen Blattbezirken für gering anzuschlagen. Es ist jedoch zu bedenken, dass der starke Turgor der Parenchymzellen, ferner die beträchtliche Oeffnungsweite der Stomata das Transpirationsgeschäft in hohem Grade begünstigen. Die hellen Stellen der Spreiten werden um so mehr für die Pflanze an Bedeutung zunehmen, als an den heimatlichen Standorten die Ausstrahlung von Seite der Lamina die Zustrahlung zeitlich überwiegt, ein Verhältniss das in den feuchten Gebirgsgegenden der Tropenländer, wo die Sonnenstrahlen nur wenige Stunden und zwar meist sehr geschwächt zur Pflanzendecke des Waldbodens gelangen, oft genug verwirklicht ist.

Das Grössenverhältniss zwischen grünen und hellen bis silberweissen Bezirken der Blattspreiten ist, je nach den Pflanzenarten, sehr verschieden und es zeigen sich, wie wir schon gesehen haben (S. 174) bei einer und derselben Species nicht unbeträchtliche Schwankungen, die wir zum Teil als Rasseneigenthümlichkeiten, zum Theil als Standortsvariationen ansehen müssen.

In manchen Fällen ist die Ausdehnung der hellen Stellen gering im Verhältniss zur der sonst grünen oder unterseits roten Spreite: Begonien mit kleinen rundlichen Silberflecken, *Sonerila Hendersoni* (fig. 7 *a* T. XVI). Vielleicht häufiger sind helle und grüne Bezirke von annähernd gleicher Grösse: *Eranthemum leuconeuron* (fig. 6 T. XVI), *Impatiens Mariannae* (fig. 5 T. XVI), *Begonia imperialis* var. *maculata* (fig. 3 T. XVI), Formen von *Begonia rex*, *Tradescantia zebrina* u. s. w. Am eigenthümlichsten sind aber die Fälle, in denen die hellen Bezirke die dunkelen an Grösse übertreffen, ja sie oft bis auf geringe Reste verdrängen. Schon bei *Cypripedium Lawrenceanum*, *Cryptanthus Beuckeri* treten die dunkelgrünen Stellen den hellen gegenüber zurück.

In noch viel höherem Grade ist dies der Fall bei *Dieffenbachia picta* var. *Bausei*, wo von dem hellgrünen Grunde, der ausserdem ganz weisse Flecken (vgl. S. 193) trägt, sich nur wenig ausgedehnte dunkelgrüne Partieen abheben.

Es wäre von grossem Interesse genauer zu wissen, unter welchen Standorts- und Klimatischen Verhältnissen die zuletzt erwähnte buntblätterige Pflanze, wie auch andere Araceen z. B. *Aglaonema*arten, deren Spreite ebenfalls in drei verschieden abgestufte Farbentöne differenziert ist, in ihrer Heimat angetroffen werden. Ich vermuthe dass sie an Örtlichkeiten, an denen der vorher geschilderte Character in ganz extremer Weise ausgebildet ist, ihren Wohnsitz haben.

III. Strahlenfang bei den Sammetblättern.

Der eigenthümliche Sammetglanz der Blattoberseite vieler Tropenpflanzen beruht bekanntlich [1]) auf der Papillenform der einzelnen Oberhautzellen. Mit starker Lupe oder unter dem Mikroskop bei auffallendem Licht betrachtet, erscheint eine derartig gebaute Oberhaut nicht gleichmässig beleuchtet, sondern es treten auf dunkelem Grunde ebenso viele Spitzlichter auf als nach aussen gewölbte Oberhautzellen vorhanden sind. Die Leistungen dieser von dem gewöhnlichen Bautypus abweichenden Oberhautzellen sind noch nicht hinreichend bekannt. In einer früheren Arbeit [2]) habe ich auf die leichte Benetzbarkeit der Sammetblätter aufmerksam gemacht. Die darauf gefallenen Wassertropfen verteilen sich sofort, selbst auf vorher trockener Spreite, zu einer äusserst dünnen, rasch verdunstenden Schicht. Auch nach starken Regengüssen haftet daher an den Sammetblättern das Wasser immer nur in sehr dünner Schicht, da der Überschuss fortwährend, gewöhnlich von der Spitze abträufelt. Schon damals hob ich jedoch hervor, dass in der hierdurch bewirkten raschen Trockenlegung der Blattspreite, welche die Transpiration begünstigt, die Bedeutung der papillösen Ober-

1) Hassack, l. c. S. 337.
2) Regenfall und Blattgestalt. S. 115.

flächenbeschaffenheit nicht erschöpft sei. Dieselbe stellt nämlich eine Einrichtung dar, die man am besten kurzweg als *„Strahlenfang"* bezeichnen kann.

Betrachtet man ein senkrecht zur Oberfläche von der Sonne bestrahltes Sammetblatt bei durchfallendem Lichte, so sieht man bei Anwendung einer starken Lupe eben so viele hellglänzende Punkte in der Substanz des Blattes erscheinen, als papillöse Oberhautzellen vorhanden sind. Auf Grund dieser Erscheinung könnte man geneigt sein anzunehmen, dass die papillenförmigen Zellen der Oberhaut als Concentrationslinsen fungieren und die Sammetblätter in den Stand setzen das an ihren schattigen Standorten spärlich vorhandene Licht auszunutzen; wissen wir ja dass eine derartige Einrichtung bei einer einheimischen Pflanze von Bedeutung ist.

Noll [1]) hat in seinem Aufsatz „über das Leuchten der *Schistostega osmundacea*" die eigentümliche Lichterscheinung, welche das in dunklen Höhlen wachsende Protonema dieses Pflänzchens hervorruft, auf ihre physikalischen Ursachen zurückgeführt. Die kleinen linsenförmigen Protonemazellen sind derartig gebaut und zum einseitig einfallenden Licht orientiert, dass die parallel auf die convexe, als Linse wirkende Vorderseite der Zelle treffenden Strahlen auf die, der zitzenförmig gestalteten Hinterseite anliegenden Chlorophyllkörner concentriert werden. Ein grosser Teil der in die Zelle eingetretenen Lichtstrahlen erleidet, nachdem er die Chlorophyllkörner passiert hat, an der Rückseite der Zellen, und zwar an der Grenze von Zellwand und Luft, totale Reflexion: dieselben werden in der characteristischen Farbe des Chlorophylls, nahezu parallel nach der Öffnung der Höhle, zurückgeworfen.

Durch die Fähigkeit der Protonemazellen das spärliche Licht auf den Chlorophyllapparat zu concentrieren ist dieses Pflänzchen in Stand gesetzt an Orten zu gedeihen, die für die meisten Pflanzen zu dunkel sind. Noll weist mit Recht darauf hin,

---

1) Noll, F. Ueber das Leuchten der *Schistostega osmundacea* Schimp. in Arbeiten a. d. bot. Institut in Würzburg. Bd. III.

dass manche Eigenthümlichkeiten der Schattenpflanzen in ihrer Blattstructur eine ähnliche Bedeutung haben mögen. Vor allem wird man erwarten dürfen in den schattigen Wäldern der Tropen neue Beispiele dieser ausgiebigen Lichtausnutzung zu finden.[1])

Man könnte nun geneigt sein den papillenförmigen Oberhautzellen der Sammetblätter ebenfalls die Rolle von Sammellinsen, die das Licht auf die Chlorophyllkörner concentrieren, zuzuschreiben. Eine Concentration des Lichtes ist nun auch in der That leicht zu beobachten. Man braucht blos ein Sammetblatt zwischen Sonne und Auge zu halten, so sieht man vermittelst der Lupe, ebenso viele glänzende Punkte im Blattinneren als papillöse Epidermiszellen vorhanden sind. Auf welche Strecke des Blattquerschnittes das Sonnenlicht concentriert wird, lässt sich aber auf diesem Wege nicht entscheiden. Hierzu ist die mikroskopische Beobachtung notwendig.

Werfen wir das Sonnenlicht vermittelst des Planspiegels auf die unbenetzte Oberseite eines dünnen Blattes, etwa von *Begonia falcifolia*, und betrachten dasselbe von der Unterseite, so

---

1) Während meines Aufenthaltes in Java habe ich auf das Vorkommen leuchtender Schattenpflanzen sorgfältig geachtet und bald auch zwei kleine thallöse, spaltöffnungführende Lebermoose gefunden, die durch ihren prächtigen Smaragdglanz mit unserer *Schistostega* wetteifern. Die sterilen, nach der gütigen Bestimmung durch Herrn *Stephani* in Leipzig, zur Gattung *Cyathodium* gehörigen Pflänzchen traf ich, die eine an schattigen Böschungen des aus der Salakschlucht *Tjiapus* hervorströmenden Baches, die andere, durch einen widerlichen Geruch ausgezeichnete Art in der näheren Umgegend von *Tjibodas*, wo sie an nassen, schattigen Felsen verbreitet ist. Auch in Mexico fand sich eine ähnliche Form dicht bei *Orizaba* in einer Kalksteinhöhle. Bei Keimlingen von Blüthenpflanzen schattiger Tropenwälder, zum Beispiel bei *Begonien*, *Klugia Notoniana* sind ähnliche Lichtreflexe ebenfalls sehr verbreitet. In allen diesen Pflänzchen ist die Oberhaut mit ihren Chlorophyllkörnern der Sitz der Lichterscheinung. Von einer Lichtconcentration auf die Chlorophyllkörner kann bei ihnen aber kaum die Rede sein, da die Aussenwand der Oberhautzellen, welche der Lichtquelle zugekehrt ist, nur sehr schwach gewölbt, fast eben ist. Die Chlorophyllkörner liegen bei schwachem Licht fast alle der ähnlich wie bei *Schistostega* gestalteten Hinterwand an. Der grüne Glanz beruht hier allein auf der vollkommenen Reflexion des durch die Körner gegangenen Lichts an der Grenze von Zellwand und Luft an der Rückseite der Zellen. Er verschwindet, wie bei *Schistostega*, sobald die Luft durch Wasser ersetzt wird, um sofort wieder zu erscheinen, wenn das eingedrungene Wasser wieder verdunstet. Bei stärkerem Licht werden die Körner von der Hinterwand nach den Seitenwänden transportiert, der grüne Glanz weicht reinem Silberglanz.

sehen wir einzelne Chlorophyllkörner in den Trichterzellen (fig. 4 T. XVII c.) im hellsten Lichte erglänzen. Die papillösen Epidermiszellen concentrieren also hier thatsächlich das eingedrungene Licht auf das Assimilationsparenchym. Doch kann die Concentration nur einer geringen Zahl der assimilierenden Zellen zu Gute kommen, denn unter jeder Epidermiszelle liegt nicht eine, sondern oft eine grössere Anzahl von grünen Zellen, von denen nur einige den aus der Concentration erwachsenden Vorteil ausnützen können.

Bei anderen Pflanzen wieder, wie z. B. *Piper porphyraceum* R. Br. (fig. 3 T. XVII) und in noch viel höherem Grad bei *Peperomia velutina*, wo das Wassergewebe noch etwa vier mal dicker ist, wird das Licht auf die Zellen des Wassergewebes concentriert. Schon diese Thatsache genügt um zu zeigen, dass es bei dieser Construction nicht auf die Concentration des Lichtes auf die Chlorophyllkörner, sondern auf etwas anderes ankommt. Uebrigens ist schon die Gestalt der Papillen keineswegs die von Sammellinsen, sondern die von mehr oder weniger steilen Kegeln.

Sehr niedrige Kegel finden sich bei *Cissus discolor*, *Ficus barbata*, *Fuchsia triphylla*, steile Kegel bei *Piper porphyraceum* (fig. 3 T. XVII), *Eranthemum Cooperi* (fig. 1 T. XVII), *Maranta zebrina*, *Philodendron Lindeni.*

Um die Wirkung der kegelförmigen Papillen für die Ausnutzung des Lichtes und der Strahlung überhaupt kennen zu lernen, kommen wir am raschesten zum Ziel durch Beobachtung des Verhaltens des Lichtes in einem künstlich hergestellten Körper von derselben Gestalt und wenigstens annähernd demselben Brechungsvermögen wie der Inhalt der papillenförmigen Epidermiszellen.

Aus klarer durchsichtiger Gelatine stellen wir eine beim Erkalten hinreichend feste, ihre Gestalt bewahrende Gallerte her, giessen die noch flüssige, zum Zweck der besseren Conservierung mit etwas Salicylsäure versetzte Masse in ein Gefäss von geeigneter Form, etwa in einen conischen Glastrichter, dessen Ausflussröhre verstopft worden ist. Nachdem die Gallerte zum Erstarren gelangt ist, wird die Form durch Eintauchen in

warmes Wasser etwas erwärmt und der sich loslösende Gelatinekegel auf die Mitte einer Glasplatte gesetzt. Die letztere legen wir auf einen der bei pflanzenphysiologischen Versuchen gebräuchlichen schwarzen Pappcylinder, auf dessen Boden ein Spiegel oder auch einfach eine spiegelnde Glasplatte angebracht ist und führen die Versuche im Dunkeln, bei künstlicher Beleuchtung aus.

Zunächst stellen wir ein Licht in einer Entfernung von mehreren Metern von dem Apparat auf und zwar in solcher Lage, dass die Strahlen parallel zur Glasplatte und senkrecht zur Kegelaxe auf den Gelatinekörper treffen. Im Grunde des Cylinders erblicken wir alsdann ein kreisförmiges Spiegelbild des Kegels, welches auf der von der Lichtquelle abgewendeten Seite einen hellen radial verlaufenden Lichtstreifen führt, der an Intensität zunimmt, wenn das Licht höher über die Ebene der Glasplatte emporgehoben wird. Dieser Versuch veranschaulicht in sehr einfacher Weise die Leistung des über die Blattfläche hervorragenden kegelförmigen Theils der Oberhautzellen der Sammetblätter. *Selbst solches Licht, welches annähernd parallel die Blattoberfläche streift, gelangt noch in das Blattinnere: die Papillen wirken als Lichtfänge oder besser gesagt Strahlenfänge.* Durch sie wird das Blatt befähigt auch solche Strahlen aufzunehmen, die unter sehr grossem Einfallswinkel auf seine Fläche eintreffen und für Blätter von dem gewöhnlichen Bau, mit flacher Aussenwand der Oberhautzellen, verloren sind.

Bei Blättern mit glatter, ebener Epidermis ist die Beleuchtungsintensität der Blattebene wie bekannt proportional dem Sinus des Einfallswinkels und ist also die Bestrahlung schon aus diesem Grunde um so schwächer, je mehr der Einfallswinkel von der normalen abweicht. Ausserdem nimmt mit wachsendem Einfallswinkel die Menge der eindringenden Strahlen auf Kosten der reflectierten ab. Blätter mit ebener Oberfläche werden daher die sehr schief auffallenden Strahlen nur zu einem geringen Teil aufnehmen und verwerthen können. Ganz anders liegen aber, wie unser Versuch gezeigt hat, die Verhältnisse bei den Sammetblättern, die an den schattigsten Standorten

der Tropen gedeihen und dort hauptsächlich, wenn nicht ausschliesslich, auf die diffuse, von allen Seiten auf sie treffende Strahlung angewiesen sind.

Zur Veranschaulichung des Gangs der Strahlen diene folgende Construction. Fig. 2, T. XVII stellt den medianen Längsschnitt durch die Epidermiszelle eines Sammetblattes dar. Ein Lichtstrahl der wie *a b* unter einem Winkel α von etwa 60 Grad auf die flache Aussenwand einer gewöhnlichen Oberhautzelle träfe, würde hier zum guten Teil reflectiert werden. Hier aber trifft er normal auf die Membran, tritt durch die Epidermiszelle hindurch und erleidet an der Stelle *c*, an der Grenze von Membran und Luft, totale Reflexion, in Folge deren er tiefer, in der Richtung *c d*, in das Blattgewebe eindringt. Ein Strahl a' b' dringt ohne wesentliche Ablenkung durch die Nachbarzelle hindurch direct ins tiefere Gewebe. Setzen wir den Fall, dass ein Strahl normal zur Blattfläche, also in der Richtung a'' b'' auf die Papillenwand treffe. Hier wird er nun allerdings durch Reflexion stark geschwächt, aber die reflectierten Strahlen sind hiermit nicht verloren, sondern werden von den benachbarten Epidermiszellen aufgenommen.

Durch die als Strahlenfänge wirkenden Kegelzellen werden dem Blattinneren Strahlen verschiedener Wellenlängen zugeführt. Dadurch werden, von anderen Wirkungen der Strahlung abgesehen, sowohl die Kohlenstoffassimilation als die Transpiration begünstigt. Trotzdem dürfte der Nutzen der genannten Einrichtung vorwiegend in der Beförderung der Transpiration zu suchen sein und zwar aus folgenden Gründen.

1. Sammetblätterige Pflanzen finden sich nur in Gegenden mit sehr feuchtem Klima. In der mitteleuropäischen Flora scheinen sie ganz zu fehlen. Trotzdem ich die Gewächse der schattigsten und zugleich feuchtesten Waldschluchten der Umgegend Jenas und auch anderer Orte genau darauf hin geprüft habe, so konnte ich doch bis jetzt nirgends konische Oberhautzellen auffinden. Bei *Oxalis acetosella* und *Chrysosplenium oppositifolium* sind zwar wie bei manchen anderen unserer Schattenpflanzen, die Aussenwände der Oberhautzellen etwas nach aussen ge-

wölbt, aber gleichmässig abgerundet, nicht kegelförmig verjüngt. In den Tropen kommen, wie schon hervorgehoben wurde (S. 171), die Sammetblätter, wenn auch nicht ausschliesslich, so doch ganz vorwiegend in den allerfeuchtesten Strichen vor und zwar besonders häufig in Gesellschaft der hygrophilsten aller Landpflanzen, der Hymenophyllaceen und ähnlich gebauter anderer Farne.

2. Die dem Strahlenfang dienende Einrichtung wird nicht selten aufgegeben oder doch wesentlich abgeschwächt dort, wo es im Interesse der in anderer Weise zu erzielenden Wasserdampfabgabe erforderlich ist. Bei gleichmässig grünen Sammetblättern (*Ficus barbata*, manche *Marantaceen*) oder solchen, deren Unterseite gleichmässig rot gefärbt ist (*Cyanophyllum magnificum*), sind allerdings auf der ganzen Oberseite, die Blattnerven ausgenommen, die Oberhautzellen zu kegelförmigen Strahlenfängen ausgebildet. Anders gestaltet sich die Sache bei Blättern mit Differenzierung in verschiedenartig ausgebildete Bezirke.

Besonders lehrreich sind in dieser Beziehung manche Begonien. Eine Form von *Begonia rex* deren dunkeler Blattrand von der ebenfalls dunkelen Blattmitte durch einen breiten Silberspiegel getrennt ist, zeigt an den dunkelen Stellen das Blattrot im Schwammparenchym und in der Epidermis der Unterseite; unter dem Silberspiegel ist das Blattrot nur in der Epidermis enthalten. Die Strahlenfangkegel sind an diesem Blatt bloss an den dunkleren Blattstellen vorhanden; über dem Silberspiegel fehlt die Wölbung der Oberhautzellen, ihre Aussenwand ist flach.

Bei *Begonia falcifolia* führt die sonst braungrüne Blattspreite kleine über die Fläche zerstreute Silberflecken, die sich auch unterseits durch die blosse Färbung verrathen. An den braunen Stellen findet sich reichlich Blattrot in der unteren Epidermis und in der einschichtigen Schwammparenchymlage (fig. 4*a* T. XVII); hier sind auf der Oberseite die Epidermiszellen zu Strahlenfängen ausgebildet. Die letzteren fehlen dagegen an den Silberflecken (fig. 4*b* T. XVII); die Chlorophyllkörner sind hier spärlicher vorhanden, das Blattrot ist sehr schwach ausgebildet oder fehlt vollständig.

Dieser bedeutsame Unterschied im Bau wird uns verständlich, wenn wir uns die Transpirationsleistung der verschiedenen Blattbezirke, einmal bei Zustrahlung, das andere Mal bei Ausstrahlung vergegenwärtigen. Bei Zustrahlung sind es die dunkelen Stellen, die sich rascher und stärker erwärmen und zwar wirken hier mehrere Umstände in derselben Richtung: die zu Strahlenfängen ausgebildeten conischen Oberhautzellen, das durch Luftschichten nicht erschwerte Eindringen der Strahlen in die Trichterzellen, das reichlich vorhandene Blattrot und endlich die grösseren und zahlreicheren Chlorophyllkörner. An den Silberflecken sind diese Eigenschaften entweder in minderem Grade ausgebildet — schwache Ausbildung oder gar Fehlen des Erythrophylls, schwächere Ausbildung des Chlorophyllaparates — oder sie fehlen ganz — Conische Ausgestaltung der Aussenseite der Oberhautzellen, Luftschicht zwischen Trichterzellenschicht und Oberhaut. Alle diese Umstände verlangsamen bei sinkender Lufttemperatur und fehlender Zustrahlung, die Wärmeabgabe von Seiten des Blattes und begünstigen die Wasserdampfabgabe. Das auch sonst bei Sammetblättern verbreitete Ausbleiben der Papillen über den Silberflecken steht also in vollem Einklang mit der hier aufgestellten Ansicht über die Bedeutung aller dieser Bildungen.

Begonia imperialis.

Einen von den gewöhnlichen Sammetblättern wesentlich abweichenden Bau zeigt das Blatt der schon früher behandelten *Begonia imperialis* Lem., welches man wegen der Ähnlichkeit im Aussehen mit dem „*Peluche*" genannten Stoff als „*Pelucheblatt*" bezeichnen kann. (Fig. 3 u. 4 T. XVI u. fig. 6 T. XVII.)

Das eigentümliche Aussehen der Blätter dieser Pflanze ist, wie schon Hassack (l. c. S. 339) bemerkt, dadurch bedingt, dass die einzelnen, zwischen den feinsten Nervenverzweigungen liegenden Feldchen des Blattes sich hoch emporwölben und Papillenform annehmen. Den genaueren Bau dieser hohlkegelförmigen Zotten mit den darin vorkommenden verholzten mecha-

nischen Fasern hat HABERLANDT[1]), auf dessen Darstellung ich verweise, behandelt. Seinen aus dem merkwürdigen Bau abgeleiteten Schlussfolgerungen kann ich jedoch nur zum geringsten Teil beistimmen.

HABERLANDT glaubt annehmen zu müssen, dass *Begonia imperialis* eine an trockene, sonnige Standorte angepasste Pflanze sei. Die Bedeutung der mechanischen Fasern, die die Zotten durchziehen, können nach ihm bei ihrer centralen Lage nicht die Aufgabe haben, die Zotten biegungsfest zu machen, sondern es bleibt nur die Annahme übrig, dass ihnen die Aufgabe zukomme eine zu weit gehende Schrumpfung der genannten Organe in der Längsrichtung hintanzuhalten. Über die Beschaffenheit der heimatlichen Standorte von *Begonia imperialis* fehlen uns zwar nähere Angaben. Eine andere Art mit gelappten Blättern aber ähnlichem Bau, nur dass bei ihr die Hohlkegel weit grösser und schon mit blossem Auge erkennbar sind, fand Herr Dr. KARSTEN im Staate *Chiapas* im südlichen Mexico an äusserst feuchten, schattigen Plätzen. Das kräftige Gedeihen von *Begonia imperialis* in der feuchtwarmen Abteilung unserer Gewächshäuser weist ebenfalls auf wasserdampfreiche Standorte hin, eine Annahme die durch die physiologischen Eigenschaften des Blattes eine feste Stütze erhält. *Begonia imperialis* gehört zu denjenigen Pflanzen, die beim Welken ihre Spaltöffnungen nicht zu schliessen vermögen und sich also wie viele Sumpfpflanzen oder Bewohner der feuchtesten Tropenwälder (z. B. *Impatiens Mariannae*) verhalten. Die Blätter röten nämlich mit ihrer Unterseite dauernd, bis sie vertrocknen, blaues Kobaltpapier. Wie so viele andere Pflanzen der schattigen Tropenwälder, die, trotzdem sie in trockener Luft die geeigneten Existenzbedingungen nicht finden, sich nichtsdestoweniger der mannigfaltigsten Mittel bedienen um den erschwerten Transpirationsstrom zu begünstigen, so ist auch *Begonia imperialis* mit Steigerungsmitteln reichlich bedacht. Neben der bleibenden Öffnungsweite

---

1) G. Haberlandt, Zur Anatomie der Begonien. Mittheilungen des naturwissenschaftlichen Vereines für Steiermark 1887.

der Spaltöffnungen sind, wenigstens bei der var. *maculata*, in dieser Richtung wirksam das Erythrophyll und die als Isolatoren wirkenden Luftschichten. Die braunfleckige Varietät, die wohl an den allerfeuchtesten Standorten zu finden sein dürfte, unterscheidet sich nämlich, wie wir schon gesehen haben (S. 196) von der rein grünen nicht bloss durch das an den dunkelen Stellen vorhandene Erythrophyll, sondern auch durch die graugrüne Färbung der hellen Bezirke, welche auf dem Vorhandensein von Intercellularräumen zwischen Oberhaut und Assimilationsparenchym beruht.

Haberlandt ist zu der Annahme gelangt, es liege in dem eigenthümlichen Bau des Blattes eine Anpassung an trockene, sonnige Standorte vor, wohl in erster Linie durch den Vergleich der hohlkegelförmigen Ausstülpungen unserer *Begonia* mit den Kräuselungen, Fältelungen der Blattspreiten, die an Pflanzen sonniger Standorte häufig genug zu beobachten sind. So sonderbar es nun im ersten Augenblick erscheinen mag, dass an einer Schattenpflanze, deren Standortsgenossen ihre Blattspreiten gewöhnlich mit peinlicher Sorgfalt flach ausbreiten, die Unebenheit im gesteigertsten Masse auftritt, so ist sie doch unschwer zu verstehen. Für die Absorption der diffusen Strahlung ist nämlich eine durch Unebenheiten bedingte matte Oberflächenbeschaffenheit sehr geeignet. Ausserdem ist zu bedenken, dass das Assimilationsparenchym, welches hier über die Blattaderung emporgehoben ist und eine Stütze in den biegsamen elastischen Fasern findet, ganz besonders geeignet sein muss auch die schief zur Blattfläche einfallende Strahlung auszunützen.

Die Organisation von *Begonia imperialis* bildet ein lehrreiches Gegenstück zu den gewöhnlichen Sammetblättern. Während bei diesen durch die conischen Papillen die Strahlen aufgefangen und in's Blattinnere, oft erst durch ein mächtiges Wassergewebe hindurch, dem Assimilationsparenchym zugeleitet werden, drängt sich bei *Begonia imperialis* das grüne Gewebe über die Ebene der Spreite empor: beides Einrichtungen, welche die Ausnutzung des seitlich auffallenden Lichtes in einer Weise ermöglichen, wie sie bei ebenflächigen Spreiten ausgeschlossen ist.

Schlussbemerkungen.

Die Untersuchung der anders als rein grün gefärbten Vegetationsorgane hat uns verschiedenartige Einrichtungen kennen gelehrt, die die Pflanze in der Nutzbarmachung der Sonnenstrahlung unterstützen. Der rote Farbstoff muss, so lange nicht kräftigere Stützen für die Schirmtheorie beigebracht werden, als ein strahlenabsorbierendes Mittel gelten, welches die Pflanze benutzt um eine unter Umständen vorteilhafte Erwärmung ganzer Organe oder auch nur einzelner Teile herbei zu führen. Die höhere Temperierung Blattrot führender Teile kann nach zwei Seiten von Vorteil sein. Erstens werden, bei Temperaturen unter dem Optimum, Stoffwanderung und Stoffwechselprocesse überhaupt gefördert; die höhere Temperierung begünstigt aber auch den in physiologischer Beziehung so wichtigen Vorgang der Transpiration. Während in den kühleren und kalten Klimaten, wo gerade durch niedere Temperaturen die Rötung in augenfälliger Weise begünstigt wird, der Vorteil der Erwärmung häufiger in der Begünstigung der Stoffwanderung und anderer im Plasma sich abspielender Processe zu suchen sein wird, liegt bei den Bewohnern der feuchten Tropenländer, und in geringerer Verbreitung auch bei uns, der Nutzen höherer Temperierung in der Förderung der Transpiration. Diese Funktion wird ausserdem in hohem Grade gefördert durch die als Strahlenfänge wirksamen conischen Papillen der Oberhaut sammetblätteriger Pflanzen.

Hellfleckigkeit, die einerseits bei Wüstenpflanzen (Arten von *Aloë*, *Mesembryanthemum* u. s. w.), andererseits bei Gewächsen der feuchten Tropenwälder besonders verbreitet ist, erschwert sowohl das Eindringen der Sonnenstrahlung in's Blattinnere als das Ausstrahlen der Wärme aus demselben. Bei Wüstenpflanzen kommt es auf das erstere Moment an; es wird, worauf ich in einer späteren Abhandlung zurückkommen werde, die Gefahr der Versengung vermindert; bei den Pflanzen feuchter Landstriche und Standorte bewährt sich die langsamere

Ausstrahlung als ein Mittel, die Verdunstung, auch bei ausbleibender Wärmezustrahlung [1]) und selbst noch bei gesättigter Luft, zu fördern oder überhaupt zu ermöglichen.

Unsere Untersuchung, die sich direct an zwei frühere Arbeiten anschliesst, liefert zunächst neue Beweise für die in „Regenfall und Blattgestalt" ausgesprochene Ansicht über die Bedeutung der Einrichtungen, welche entweder die Trockenhaltung oder die rasche Trockenlegung beregneter Blattspreiten zur Folge haben. Die beschleunigte Abtrocknung der Blattoberfläche, welche nach verschiedenen Seiten von Wichtigkeit sein kann [2]), versetzt vor allem das Blatt in die Möglichkeit, auch unter sonst denkbar ungünstigen Bedingungen, das mit dem Vorgang der Kohlenstoffassimilation höher organisierter Landpflanzen so innig verbundene Geschäft der Transpiration fortzusetzen. Nachdem wir die in den Blattspreiten vieler Pflanzen vorkommenden Einrichtungen, die auf eine höhere Temperierung hinzielen, kennen gelernt haben, wird uns erst recht verständlich, warum sich die Pflanze des an der Blattfläche haftenden Wassers so sorgfältig zu entledigen sucht. Namentlich in der so häufig dem Sättigungspunkt nahen Tropenluft muss jeder Wärmeüberschuss des Blattinneren sorgfältig ausgenutzt werden, um das Ausströmen des Wasserdampfs zu begünstigen. Die Beseitigung des oberflächlich anhaftenden Wassers ist unter solchen Umständen um so mehr geboten, als seine Verdampfung an der Blattaussenfläche eine wenn auch geringe, doch die Verdunstungsgrösse vermindernde Abkühlung der Spreite zur Folge haben muss.

Wenn auch die Pflanze noch andere Mittel und Wege besitzt sich des aufgenommenen Wassers zu entledigen — Wasserspalten oder sonstige Ausscheidungsorgane, wie sie namentlich

1) Nachträgliche Anmerkung: Es wäre wohl richtiger zu sagen »bei ausbleibender Bestrahlung der Blattoberseite", denn auch während der Nacht wird den Blattspreiten, und zwar von der Unterseite aus, Wärme zugestrahlt vom höher temperierten Boden.

2) vgl. auch Wiesner. Ueber den vorherrschend ombrophilen Charakter des Laubes der Tropengewächse. Sitzungsber. der K. K. Akad. d. Wissenschaften in Wien. März 1894.

Haberlandt [1]) in den verschiedenen von ihm entdeckten höchst merkwürdigen *Hydathoden* kennen gelehrt hat — so darf man doch nicht vergessen, dass derartige Organe meist nur in der Jugend des Blattes, während seiner Ausbildung wirksam sind und später, am ausgebildeten, kräftig assimilierenden und transpirierenden Blatte oft nicht oder doch nicht lange mehr funktionsfähig sind. Gerade während der Ausbildung des Blattes, wenn es in Folge seiner oft ungünstigen Lage, seiner geringen Oberfläche und der schwächeren Ausbildung der luftführenden Hohlräume noch wenig zu verdunsten vermag, tritt die Wirkung jener Einrichtungen in den Vordergrund, besonders bei Blättern, die zu ihrer Ausrüstung grösserer Mengen mineralischer Substanzen bedürfen z. B. zur Verkieselung oder Verkalkung von Zellhäuten bei Cystolithen, Klimmhaaren, Borsten- und Feilhaaren oder zur Ausbildung sonstiger aschenreicher Theile, wie die als Schutzmittel gegen Thierfraass wirksamen Rhaphiden u. s. w. Es wäre gewiss eine lohnende Untersuchung die Verbreitung und Combination der verschiedenartigen Mittel zur Beförderung des Wasserstromes, welcher nährstoffbeladen die Pflanzen durchzieht, an der Hand eines reicheren Beobachtungsmaterials vergleichend zu verfolgen. Zu der den Blättern der gewöhnlichen Landpflanzen eigenen, die Transpiration befördernden Structur kommen in wechselnder Combination die oben erörterten Hilfsmittel hinzu. Bald tritt nur das eine, und zwar besonders in Gestalt der Wasserspalten oder anderer Hydathoden, die Transpiration unterstützend, herbei; nicht selten aber finden fast alle bekannten Mittel und dazu eine oft genug studierte, aber bis jetzt in ihrer Bedeutung verkannte Einrichtung — die Nachtstellung der Blattspreiten — Verwendung. Indem ich, in Bezug auf die Begründung der zuletzt geäusserten Ansicht, auf eine spätere Arbeit verweise, gebe ich zum Schluss einen kurzen, die zunehmende Complication veranschaulichenden Überblick einiger Combinationen der verschiedenartigen Mittel zur Förderung der Wasserströ-

1) Ueber Wasser secernierende und absorbierende Organe I u. II. Sitzungsber. der K. K. Akad. der Wissenschaften in Wien. Juni 1894 und Februar 1895.

mung, wobei ich mir wohl bewusst bin, dass weitere Untersuchungen manche Ergänzung und Berichtigung notwendig machen werden.

1. Keine besonderen Hilfsmittel ausser der gewöhnlichen Blattstructur bekannt, höchstens manchmal Rötung der jugendlichen Blätter: *Lathyrus odoratus*, Arten von *Convolvulus*, *Ipomoea* [1]), Arten von *Euphorbia*, *Quercus*, *Fagus* und manche andere Bäume und Sträucher.

Zu der gewöhnlichen Blattstructur gesellen sich:

2. Wasser in tropfbarer Form ausscheidende Hydathoden: *Gramineen*, *Cyperaceen*, die Mehrzahl der einheimischen krautigen Dicotylen.

3. Schlafstellung der Blattspreiten, keine Hydathoden: die Mehrzahl der *Papilionaceen* und *Mimoseen*, viele *Chenopodiaceen*.

4. Schlafstellung der Blattspreiten, Hydathoden: *Oxalis acetosella*, *Tropaeolum majus*, *Colocasia antiquorum*, *Maranta arundinacea*.

5. Schlafstellung der Blattspreiten, Hydathoden, Erythrophyll: *Oxalis Ortgiesii*, *O. tetraphylla*, *Maranta Kerchoveana*.

6. Wie 5, dazu noch helle Flecken auf der Blattoberseite und als Strahlenfänge wirkende Kegelpapillen: *Calathea zebrina* und andere Marantaceen.

Bei den zuletzt angeführten Bewohnern der schattigen Tropenwälder erreicht also die Mannigfaltigkeit der Hilfsmittel die höchste Stufe und nur selten dürfte, selbst bei Tropenpflanzen, die Combination eine ebenso reichhaltige sein. Ich habe früher, bei der Schilderung der Standortsverhältnisse der buntblätterigen Gewächse, darauf hingewiesen, dass die Arten mit bunten oder sammetigen Blattspreiten gewöhnlich in Gesellschaft weit zahlreicherer, rein grüner Arten und oft nur, selbst an sehr feuchten Plätzen, ganz vereinzelt auftreten. Besucht man in den Morgenstunden, wo alles von Feuchtigkeit trieft, eine schattige Tropenwaldschlucht, so wird man, wie zu erwarten, alle rein grünen Blätter von krautiger Beschaffenheit reichlich mit

1) Nach den Untersuchungen des Herrn stud. Dürkop, dem ich diese wie einige andere hier mitgeteilte Angaben verdanke.

ausgeschiedenen, an bestimmten Stellen sitzenden Wassertropfen bedeckt finden. Es gilt dies besonders von den zahlreichen Farnen, *Urticaceen*, *Rubiaceen*, *Piperaceen*. *Gesneraceen* u. s. w. Bunten oder sammetblätterigen Formen, geht zwar die Fähigkeit Wasser in Tropfenform auszuscheiden nicht durchweg ab (z. B. *Tradescantia zebrina*, *Impatiens Mariannae*, *Marantaceen*, *Araceen*, wie z. B. *Philodendron verrucosum*, *Anthurium crystallinum*), doch scheint sie bei nicht wenigen Arten zu fehlen und zwar besonders bei solchen Formen, die die übrigen Mittel zur Beförderung der Wasserabgabe in ausgebildetstem Grade besitzen. Besonders lehrreich ist die, trotz der weitgehenden Übereinstimmung in vielen Merkmalen, in Bezug auf die Blattbeschaffenheit so mannigfaltige Gattung *Begonia*. Bei grünspreitigen Arten von krautiger Consistenz, wie etwa *Begonia scandens* findet in feuchter Atmosphäre reichliche Ausscheidung von Wasser in Tropfenform statt. Bei den ebenfalls rein grünen aber succulenten Spreiten von *Begonia manicata* fehlt sie. Hier gestattet offenbar das mächtig entwickelte Wassergewebe der mehrschichtigen Oberhaut beträchtlichere Schwankungen im Wassergehalt. Bei den krautigen, aber bunten, Blattrot und Luftspiegel führenden Arten, wie *Begonia imperialis var. maculata*, *Begonia rex*, *Begonia falcifolia*, alles Formen deren Structur uns weiter oben beschäftigt hat, konnte ich entweder keine oder nur geringe Spuren, vielleicht nur durch zufällige Risse, in flüssiger Form ausgeschiedenen Wassers auf den Spreiten bemerken; sie gehören alle zu den Pflanzen mit hochentwickelten Einrichtungen zur Beförderung der Abgabe von Wasserdampf, welche unter Umständen wenigstens, selbst bei exquisiten Schattenpflanzen, die Tropfenauscheidung entbehrlich machen. Man könnte geneigt sein aus solchen Vorkomnissen den Schluss zu ziehen, dass die Einrichtungen zur Hebung der Transpiration bei mangelnder Wärmezustrahlung blos die Aufgabe haben die Infiltration der Intercellularräume zu verhindern. Dieser Schluss ist aber keineswegs zulässig, denn erstens sieht man bei den erwähnten Begonien, auch bei möglichst erschwerten äusseren Transpirationsbedingungen, die Lufträume sich nicht

mit Wasser füllen und zweitens giebt es ja, wie wir weiter oben gesehen haben, Pflanzen mit silberfleckigen Blättern, welche tropfbar flüssiges Wasser auszuscheiden vermögen, bei denen also die Gefahr der Infiltration ausgeschlossen ist. Die Bedeutung der Einrichtungen, die wie die Silberfleckigkeit und die Schlafstellung der Blattspreiten auch während der Nacht die Transpiration befördern, liegt meines Erachtens vielmehr darin, dass den assimilierenden Teilen auch während der Nacht die bei den Stoffwanderungen und Stoffumsetzungen notwendigen Nährsalze nicht vorenthalten bleiben.

FIGURENERKLÄRUNG.

Taf. XVI.

Fig. 1. Junges, eben entfaltetes Foliolum eines gefiederten Blattes von *Brownea grandiceps.* vgl. S. 188 des Textes.

Fig. 2. Blatt von *Ficaria ranunculoides* mit hellen und dunkelen Flecken, siehe Text S. 174 u. 182.

Fig. 3. *Begonia imperialis var. maculata.* Die Spreite ist differenziert in graugrüne und dunkel braungrüne Bezirke. Die graugrünen Stellen, welche die stärkeren Blattrippen begleiten, verdanken ihre vom reinen Grün der *var. smaragdina* abweichende Färbung den zwischen Oberhaut und Assimilationsgewebe eingeschobenen Intercellularräumen; in den dunkelen, mehr oder weniger weit vom Rand nach der Blattmitte eindringenden Makeln sind dagegen die Intercellularräume weit schwächer entwickelt. Das Blattrot, welches, wie die Betrachtung der Blattunterseite zeigt, nur um die stärkeren Rippen, und zwar in einem dünnen Saum, fehlt, verleiht den dunkelen Stellen die braune Färbung, während es an den helleren Stellen mit den stärker entwickelten Intercellularräumen nur schwach hindurchschimmert.

Fig. 4. *Begonia imperialis* var. *smaragdina.* Spreite rein grün.

Fig. 5. *Impatiens Mariannae.* Die hellen Partieen liegen zwischen den grün umsäumten Blattrippen.

Fig. 6. *Eranthemum leuconeuron.* Die hellgrauen Stellen begleiten, rein grüne Bezirke umschliessend, die stärkeren Blattnerven.

Fig. 7. Blatt von *Sonerila Hendersoni.* *a.* Oberseite des Blattes mit weissen Flecken auf grünem Grunde; *b.* Dasselbe Blatt von der Unterseite gesehen. Das Blattrot fehlt unter den weissen Flecken, die desshalb rein grün erscheinen. (siehe Text S. 192).

Taf. XVII.

Fig. 1. Querschnitt durch das Sammetblatt von *Eranthemum Cooperi.* Die Epidermiszellen der Blattoberseite sind zu Kegelförmigen Strahlenfängen ausgestaltet. Eine der Papillen ist durch eine Querwand geteilt; die äussere steil kegelförmige Zelle ist zu einem stechenden Wehrorgan ausgebildet. Die Epidermizellen der Unterseite, die Schliesszellen ausgeschlossen, führen reichlich Blattrot.

Fig. 2. Schematische Darstellung des Strahlengangs in den Kegelförmigen Oberhautzellen der Sammetblätter. (vergl. Text S. 204).

Fig. 3. Querschnitt durch das Sammetblatt von *Piper porphyraceum.* Ober- und unterseits eine Lage Wassergewebe unter der Oberhaut. Das Erythrophyll ist hier in zwei Zelllagen unter dem Assimilationsparenchym enthalten.

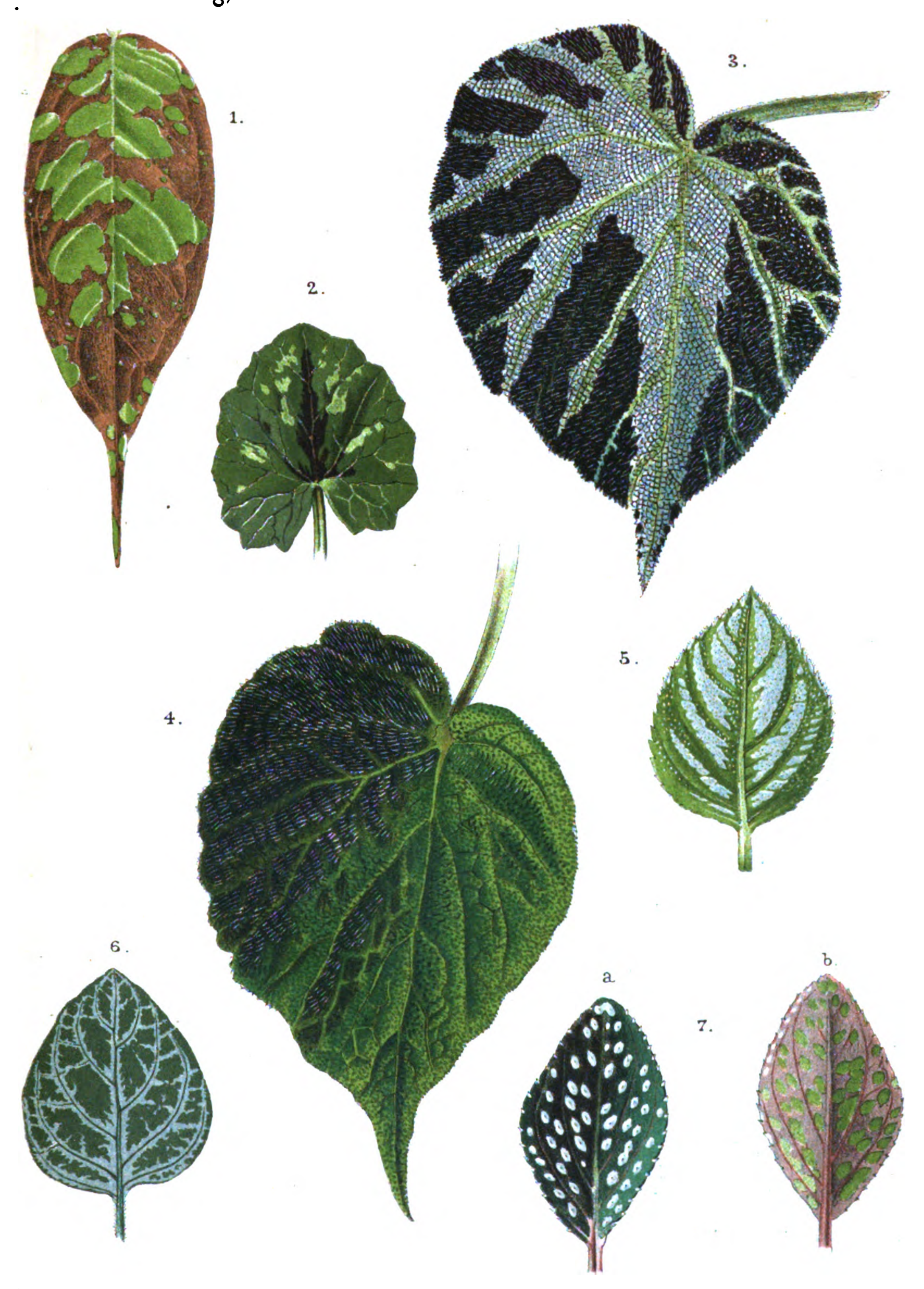
Fig. 4. Querschnitte durch ein Blatt der silberfleckigen *Begonia falcifolia.* (siehe Text S. 205). *a.* Querschnitt durch einen braungrünen, sammetig glänzenden Teil der Blattspreite. Die Aussenwand der Epidermiszellen der Blattoberseite ist zum kegelförmigen Strahlenfang ausgestaltet. Darunter eine Schicht lückenlos mit der Oberhaut verbundener Trichterzellen. Die untere Epidermis und die daran grenzende Schicht von Schwammparenchymzellen führen Blattrot. *b.* Querschnitt durch einen Silberfleck. Aussenwand der Oberhautzellen flach; grosse, als Isolatoren wirkende Lufträume zwischen Epidermis der Oberseite und daran grenzendem Assimilationsparenchym. Das Blattrot fehlt.

Fig. 5. Querschnitt durch einen hellen Flecken eines Blattes von *Ranunculus ficaria.* Die an die Oberhaut grenzenden Parenchymzellen (*a*) führen winzige, lichtgrüne Chlorophyllkörner. Grosse als Isolatoren wirkende Luftschichten zwischen ihnen und den, normale Chlorophyllkörner führenden Zellen (*b*) der nächstinneren Schicht des Blattparenchyms. vgl. S. 192 des Textes.

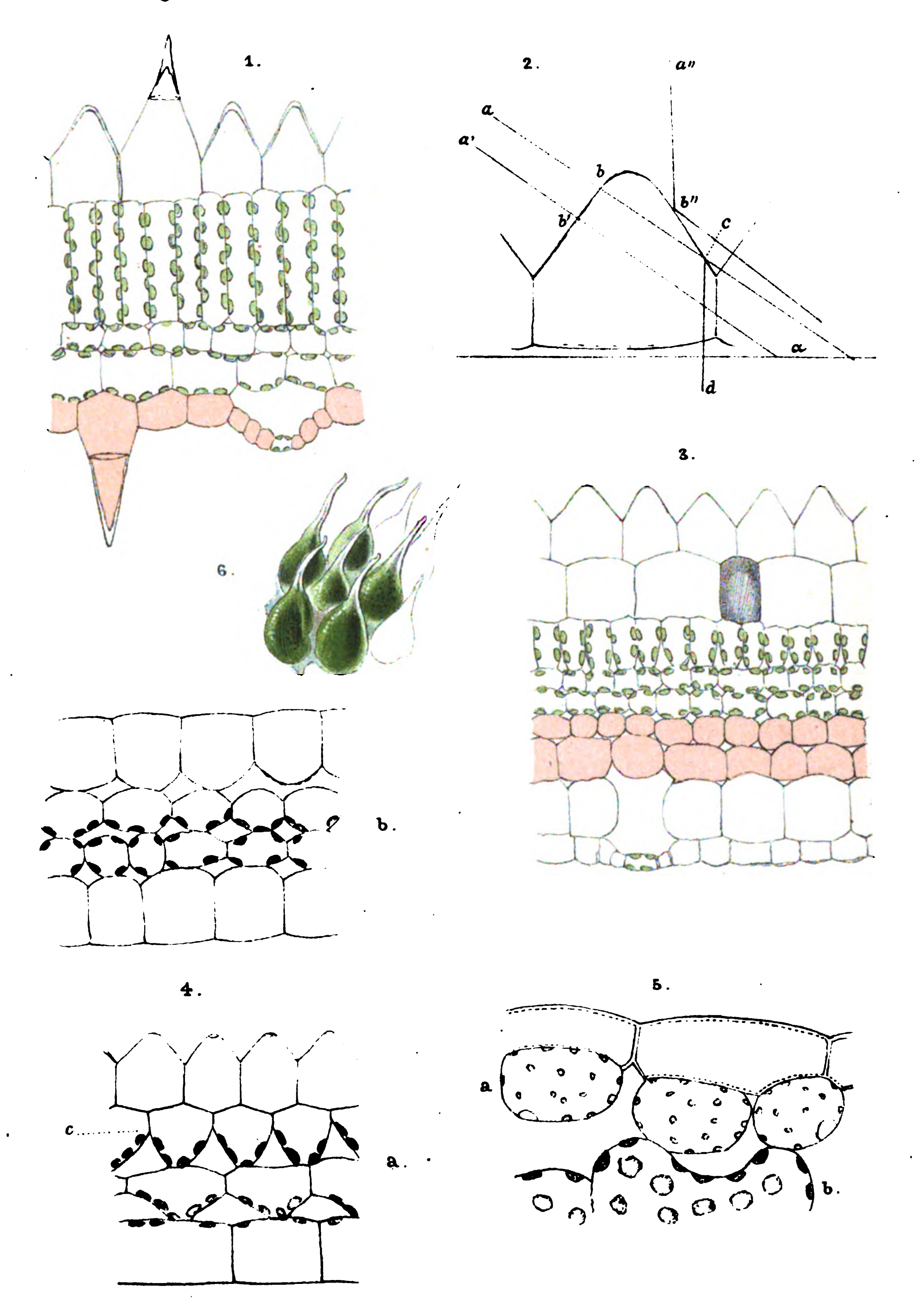
Fig. 6. *Begonia imperialis var. smaragdina.* Kegelpapillen der Blattspreite, bei schwacher Vergrösserung und auffallendem Lichte, von oben gesehen. vgl. S. 206 des Textes.

INHALTSÜBERSICHT.





A. Giltsch del. P.W.M. Trap impr. R. Raar lith.



A. Giltsch del.

P.W.M. Trap impr.

R. Raar lith.



